FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. FÜNFUNDZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 125. BAND)

DRITTES UND VIERTES (SCHLUSS-)HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 92 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 3 T

Nachlaß von Prof. N. Malte

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1931

Flora. N. F. Band 25	Heft 3/4	S. 321—502, Jena, 2. 7. 1931

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
LIEBIG, JOHANNA, Ergänzungen der Entwicklungsgeschichte von Isoëtes lacustre L. Mit 18 Abbildungen im Text und Tafel I—III	321—358
LANDMANN, ALICE, Beiträge zur Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse einiger Farngattungen. Mit 30 Abbildungen im Text	359—426
TROLL, WILHELM, Botanische Mitteilungen aus den Tropen. II. Zur Morphologie und Biologie von Enhalus acoroides (Linn. f.) Rich. Mit 15 Abbildungen und 3 Tabellen im Text	427—456
GOEBEL, K., Pteridologische Notizen. 2. Neotenie und Sporophyllvariation bei Aneimia. Mit 11 Abbildungen im Text . . .	457—471
VEH, ROBERT VON, Umkehrung der Spirotrophie bei Cordyline? .	472—473
TROLL, WILHELM, Botanische Mitteilungen aus den Tropen. III. Dictyotopsis propagulifera W. Troll, eine neue Brackwasseralge ostindischer Mangrovegebiete. Mit 18 Abbildungen und 1 Tabelle im Text	474—502
Eingegangene Literatur	502
Bandtitel und Inhalt.	

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschien:

Über Zonenbildung in kolloidalen Medien

Von

Dr. Ernst Küster

Professor der Botanik in Gießen

(„Beiträge zur entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen". Heft 1.)

Zweite, neubearbeitete Auflage

Mit 80 Abbildungen im Text

X, 124 S. gr. 8° 1931 Rmk 8.—

Die neue Auflage unterscheidet sich von der ersten nach Form und Inhalt, in Auswahl und Anordnung des Stoffes so stark, daß der damals verfochtene Grundgedanke fast das Einzige geblieben ist, was sie mit der vor zwanzig Jahren erschienenen früheren gemeinsam hat. Durch Neugestaltung dieses Grundgedankens will Verfasser zum Ausdruck bringen, daß ihm bei fortgesetzter Beschäftigung mit den rhythmischen Strukturen der Pflanzen ein von R. E. Liesegang ausgeführter Versuch und das von ihm an toten Gelen eingehend studierte rhythmische Geschehen zur Erklärung vieler an Organismen wahrgenommenen rhythmischen Strukturen tauglich erschienen ist; andererseits ist manches mit größerer Klarheit und zugleich mit strengerer Kritik vorgetragen, als es 1913 geschehen ist. Viele histologische Einzelheiten, von welchen die erste Auflage spricht, sind unerwähnt geblieben; eine Reihe von Erscheinungen ist ausführlicher behandelt worden als damals; die Darstellung der chemisch-physikalischen Grundlagen ist kürzer gefaßt als in der ersten Auflage.

Diesem Heft ist ein Prospekt beigefügt vom Verlag **Gustav Fischer** in **Jena**, betr.: **„Pflanzensoziologie"**, eine Reihe vegetationskundlicher Gebietsmonographien.

Nachlaß von Prof. N. Mal

Ergänzungen zur Entwicklungsgeschichte v
Isoëtes lacustre L.

Von **Johanna Liebig** (Hagen i. W.).

Mit 18 Abbildungen im Text und Tafel I—III.

Inhalt:

	Seite
Historisches	321
Technisches	323
Isoëtes lacustre L., Ergänzungen zur Kenntnis:	
I. der Wurzeln	325
II. des Sprosses	330
1. der Achse	330
2. a) des Blattes	335
b) der Mikrosporenkeimung	341
c) der Makrosporenkeimung	348
Zusammenfassung	352
Literaturverzeichnis	353
Erklärungen zu den Tafeln I—III	357
Vergrößerungstabelle	358

Historisches.

Die älteste mir zugängliche und für diese Untersuchungen über Isoëtes lacustre in Frage kommende Arbeit ist die von Tausch (1819). Neben vielen zutreffenden Beobachtungen über das Vorkommen und die Morphologie der Pflanze enthält sie eine Anzahl irriger Angaben, die sich aus dem damaligen Stand der Naturwissenschaft und aus den dem Autor zu Gebote stehenden Mitteln erklären. Die Bilder und Beschreibungen von Bischoff (1828) verbessern die Kenntnis der Morphologie und Anatomie von Isoëtes. Er nennt die Mikrosporen „nackte Staubkörner" und ist im Zweifel, ob ihre Funktion befruchtender Natur sei, oder ob sie „Brutkörner" darstellen, das heißt in unserer heutigen Sprache, ob sie gametophytischen oder sporophytischen Charakter haben. Auch De Candolle (1828) fragt nach der Bedeutung der beiden Sporenarten. Er gibt für die Blätter von Isoëtes lacustre (Fig. 27) Spaltöffnungen an und bezeichnet die Ligulen als „Deckblätter". Fast 20 Jahre später führt von Mohl (1845) die Morphologie und Anatomie des Stammes um ein Beträchtliches weiter. Er findet die Unterscheidung, die De Candolle macht zwischen „primitiven Wurzeln, welche am unteren Teile des Stammes sitzen, und Adventivwurzeln, welche aus den Seitenfurchen hervorkommen" (S. 123), grundlos. A. Braun (1847) sieht die Wurzeln als Seitenwurzeln einer bloß nicht verlängerten Hauptwurzel an. Zu gleicher Zeit untersucht Mettenius (1847) die Ligula, der er den Namen „Schuppe" gibt. Er sagt, daß sie sowohl sterilen als auch fertilen Blättern eignet und mit großer Basis zwischen den „Spiralfasern" des Blattes inseriert ist.

Ihre Entwicklung läuft im Jugendzustand der Blattentwicklung voraus. 1848 beschäftigt sich Müller mit der Keimung von Isoëtes lacustre. Da er die Makrosporen nur im Stadium des Prothalliums kennt, kommt er dazu, Isoëtes als eine ungeschlechtliche Pflanze zu beschreiben. Den Inhalt der Sporen hat er als Stärke und Öl richtig erkannt (S. 16), doch ist die Bezeichnung des Saugfußes des Embryo als „Reservoir" nicht ganz zutreffend. Mettenius (1850) arbeitet über die Anlage der Archegone beim „Proembryo", wie er die zum Prothallium umgewandelte Spore nennt, und über die Entwicklung der Spermatozoiden in den Mikrosporen, deren Bau er infolge der unzureichenden Optik verkennen mußte. Er setzt das Entstehen der „Spiralfäden" in Beziehung zu den Reservestoffen, „Bläschen" (S. 18, Fig. 8a, b, c, d, Fig. 9), während er die Kerne und ihre Umgestaltung übersieht. Zeitlich folgt nun die Arbeit von Hofmeister (1855). Sie übertrifft an Ausführlichkeit und Zuverlässigkeit alle vorhergehenden. Hofmeister verfolgt den Werdegang von Isoëtes lacustre von der Makrospore bis zur alten Pflanze. Dadurch wird die Darstellung sehr übersichtlich. Nicht alle Angaben stimmen mit den Tatsachen überein. Zum Beispiel durchschaut er die Vorgänge in der Mikrospore bei der Keimung nicht recht, und er vermutet im Scheitel des Stammes eine Scheitelzelle. Doch sind diese Irrtümer mit den modernen Hilfsmitteln leicht als solche zu erkennen. Die vorliegenden Untersuchungen werden wiederholt an Hofmeisters Ausführungen anknüpfen. A. Braun (1863) geht auf die Blätter ein. Er findet an Isoëtes-Arten der Insel Sardinien „Spaltöffnungen längs der Lufthöhlen" (S. 587), erkennt die Zellen der Diaphragmen als „plattgedrückt-sternförmig" und nähert sich mit der Beschreibung der Ligula, die mit der Hofmeisters übereinstimmt (1855, S. 135), dem wahren Tatbestande. Gay (1863) stellt die Namen zusammen, die Isoëtes lacustre im Laufe der Zeit gehabt hat. Mettenius (1867) schildert den exzentrischen Bau des Wurzelquerschnitts, den auch schon Hofmeister (1855) erwähnt. In demselben Jahr erscheint eine Arbeit von Roze (1867) über die Spermatozoiden (anthérozoides). Seine Ergebnisse (Figg. 18, 19, 20) stimmen mit neueren nicht überein, besonders was die Länge und Verteilung der Geißeln anbelangt. In seiner „Allgemeinen Morphologie der Gewächse" äußert sich Hofmeister (1868) über die Dichotomie der Wurzel und die Wachstumsvorgänge am Vegetationspunkt. Nägeli und Leitgeb (1868) behandeln das Thema „Entstehung und Wachstum der Wurzeln" eingehender. Sie kommen zu dem Schluß, daß die Wurzeln mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsen, „nicht durch zwingende positive Tatsachen, nicht durch unwiderlegliche Wahrnehmung dieser Scheitelzelle", sondern „weil die übrigen denkbaren Annahmen aufgegeben werden mußten". Die Wachstumsweise der Wurzeln wurde dann klargestellt durch Bruchmann (1874). Er bezeichnet (S. 555) die erste Wurzel als axial und vergleichbar mit der „Haupt- oder Pfahlwurzel" „der Phanerogamen", nur unterschieden von dieser durch ihre exogene Entstehung. Die erste Seitenwurzel wird „seitwärts an der Keimaxe und endogen" (S. 558) angelegt. Ihr Plerom leitet sich her aus einer einzelnen Zelle, der Plerom-Initialen. Es wird umgeben von der inneren, das Ganze wieder von der äußeren Rinde, der an der Wurzelspitze noch die Hauben vorgelagert sind. An die Ergebnisse Bruchmanns über den Bau der Wurzel schließen sich die meinen bestätigend und ergänzend an. De Bary (1877) fügt zur Blattkenntnis einiges hinzu. Er bespricht die schizogene Entstehung der Interzellularräume (S. 223) und den Bau der Diaphragmen (S. 227). Der Beweis für die Richtigkeit seiner Behauptung soll in diesen Untersuchungen durch die notwendigen Figuren erbracht werden. Engelmann (1881) betont in der Arbeit „The genus

Isoëtes in North America", daß sich die submersen Formen (Isoëtes echinosporum u. a.) von den europäischen unterscheiden durch den Besitz von — wenn auch nur wenigen — Spaltöffnungen. An diese Bemerkung knüpfe ich an mit der Wiedergabe von Bildern, die Material aus dem Titisee darstellen, das Spaltöffnungen besitzt. Im gleichen Jahr publiziert Janczewski (1881) seine Untersuchungen über die Siebröhren, in denen auch Isoëtes berücksichtigt ist, und Kienitz-Gerloff (1881) seine Beobachtungen über Archegonbildung und Embryoentwicklung. Belajeff (1885) klärt die Frage der Mikrosporenkeimung. Seine Figuren jedoch sind mißverständlich. Die vorliegende Arbeit bestätigt seine Ausführungen im Text durch ergänzende Tafeln. Caspary (1878, S. 40/41) sei erwähnt, weil er eine gute Zusammenstellung der Unterscheidungsmerkmale von Isoëtes lacustre und Isoëtes echinosporum gibt. Die Beschreibung der „ersten Keimungsstadien der Makrospore von Isoëtes echinospora Durieui" bei Campbell (1890) stimmt überein mit meinen Beobachtungen an Schnitten und am Totalobjekt von Isoëtes lacustre. Lignier (1895) versucht entgegen früheren Annahmen, die Ligula als zum Blatt gehörig und aus der Epidermis entstanden anzusehen. Fitting (1900) arbeitet über die Sporenhäute, deren starke Verkieselung er feststellt, und untersucht die Sporen auf den Gehalt an Reservestoffen. Interessant sind die Studien von Shibata (1905) über die Chemotaxis der Isoëtes-Spermatozoiden, deren Ergebnis besagt, daß die Spermatozoiden auf minimale Mengen von Na-, K-, Am- und Ca-Malat reagieren. Mager (1907) gibt in seinen Beiträgen „zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten" Ergänzungen zur anatomischen Kenntnis von Isoëtes. Stokey (1909) beschäftigt sich eingehend mit der Anatomie verschiedener Isoëtes-Arten, jedoch nicht mit Isoëtes lacustre. Die Bilder zur Blattanatomie in der vorliegenden Arbeit sollen die Lücke ausfüllen. Über den Stamm von Isoëtes arbeitet Lang (1910 und 1915). Er reproduziert Längs- und Querschnittbilder zur Anatomie und Schemata zur Darstellung des Wachstumsmodus des Isoëtes-Stammes. Seine Ausführungen schließen sich an die erwähnte Bemerkung von Braun (1847) an. Meine Arbeit soll die Kenntnis der Anatomie der Pflanze mit Hilfe körperlicher Darstellung der Wurzeln, des Stammes und der Blätter vervollständigen. Im Jahre 1922 erscheint eine systematische Arbeit von Pfeiffer, der eine ausführliche Geschichte der Namengebung (S. 79—83) vorangeht. Der morphologische Teil (S. 84—91) enthält die Bemerkung, daß die Diaphragmenbildung in den Blättern von oben nach unten vor sich geht unter Auflösung der Mittellamellen an den Rißstellen. Auch diese Frage möchte ich näher behandeln. Weber (1922) studiert die Anatomie des Stammes und die Systematik der Gattung Isoëtes. Fujii (1925) beobachtet die „Entlassung der Spermatozoiden von Isoëtes" und findet, daß sie abhängig ist vom Gehalt des Wassers an ungesättigten Kohlenwasserstoffen wie Acetylen und Aethylen. 1926 erscheint eine zusammenfassende Arbeit „Über die systematische Stellung der Isoëtaceen" von Grenda.

Technisches.

Das erste Material von Isoëtes lacustre verdanke ich Herrn Professor Clausen, der es im Herbst 1926 am Westende des Titisees im Schwarzwald sammelte und in Marburg fixieren ließ.

Am 2. April 1928 entnahm ich an derselben Stelle unterhalb der beiden Hotels in einer Tiefe von rund 1,5 m Pflanzen, die im Versuchshaus des botanischen Instituts in Aquarien von 25 × 25 cm lichter Weite und 48 cm Höhe weiterkultiviert wurden.

Die Aquarien wurden mit einer Schicht von etwa 5 cm Rasenerde und 1 cm Sand beschickt, die Pflanzen eingesetzt und die freien Sandstellen mit kleinen Kiesel- und Sandsteinen belegt. Darüber stand Leitungswasser etwa 40 cm hoch. Die Aquarien hatten einen Platz, an dem sie niemals der grellen Sonne ausgesetzt waren. Nach je 4—6 Wochen wurde der entstandene dicke Algenbesatz entfernt, das Wasser abgelassen und durch frisches ersetzt. Im Februar jedes Jahres erneuerte ich auch Erde, Sand und Steine. Die Pflanzen hielten sich gut und erzeugten im Jahre 1929 Sporen. An den Mikrosporen dieser Vegetationsperiode untersuchte ich die Keimung.

Die Sporen der im Frühjahr 1928 gesammelten Pflanzen wurden in flachen großen Petrischalen (Höhe 5 cm, Durchmesser 15 cm) auf einem Boden aus einer etwa 1 cm dicken Schicht von Rasenerde und einer dünnen Sandschicht ausgesät, über der Leitungswasser etwa 3 cm hoch stand. Auf den ziemlich hell beleuchteten Tischen des Versuchshauses keimten sie nicht, dagegen bald an meinem an einem Südfenster gelegenen Arbeitsplatz in gedämpftem Licht. Die entstandenen Embryonen wurden umgepflanzt in eine 12 cm tiefe und 25 cm weite Schale mit 2 cm Erde, einer dünnen Schicht Sand und kleinen Steinen und im Versuchshaus kultiviert. Die daraus erwachsenen Pflanzen haben das Material für die vorliegende Arbeit geliefert.

Um die Wurzelhaare unverdeckt von Erde beobachten zu können, setzte ich auch Pflanzen in Nährlösung. In Meyerscher Nährlösung gingen sie schnell ein, obwohl sehr verschiedene Konzentrationen ausprobiert wurden. Der Versuch gelang aber mit Knopscher Lösung

(auf 1000 ccm aqua dest.
1,0 g $Ca(NO_3)_2$
0,25 g KCl
0,25 g $MgSO_4$
0,25 g KH_2PO_4 und eine
Spur $FeCl_3$),

die ich schließlich in fünf verschiedenen Konzentrationen gebrauchte:

I. 160 ccm aqua dest. + 40 ccm Knopsche Lösung,
II. 165 „ „ „ + 35 „ „ „ „
III. 175 „ „ „ + 25 „ „ „ „
IV. 180 „ „ „ + 20 „ „ „ „
V. 185 „ „ „ + 15 „ „ „ .

Mit der zweiten und dritten hatte ich den besten Erfolg. Die Pflanze in Nährlösung V ging nach einem halben Jahr ein. Die Pflanzen in den Lösungen I und IV starben eineinhalb Monate später ab, während die Pflanzen in den Lösungen II und III sich jetzt (nach 16 Monaten) noch in sehr gutem Zustande befinden.

Eine Parallelreihe verhielt sich ähnlich.

Die Lösungen wurden immer nach einigen Wochen erneuert, im Winter seltener, mit dem beginnenden Frühjahr jeden Monat einmal. Die Glaszylinder von rund 4,5 cm lichter Weite und 20 cm Höhe, gefüllt mit 220 ccm Flüssigkeit, waren unten mit einem 7 cm hohen schwarzen Papierkragen umgeben und standen auf mattem, schwarzem Papier, damit die Wurzeln dem Licht möglichst entzogen seien. Die Zylinder stehen auf schattigen Fensterbänken eines Arbeitsraumes mit Südlage.

Als bestwirkendes Fixierungsmittel zeigte sich ein Gemisch von Chromsäure-Eisessig (Chromsäure 1 g, Eisessig 3 g, dest. Wasser 96 g), das nach einer Fixierungsdauer von 24 Stunden mit fließendem Wasser einen halben bis einen ganzen Tag

ausgewaschen wurde. Das Material wurde dann durch die Alkoholstufen (von 25%igem Alkohol ab) in reines Xylol gebracht und in Paraffin mit dem Schmelzpunkt 52° eingebettet. Stämme und ungekeimte Sporen blieben einen Monat im Thermostaten, Blätter, Wurzeln, Embryonen und Mikroprothallien wenige Tage bis 2 Wochen. Die Mikrotomschnitte, die mit einem Mikrotom von Miehe hergestellt wurden, hatten je nach dem zu schneidenden Objekt verschiedene Dicke. Stamm-, Blatt- und Embryonenschnitte erhielten mit Hämatoxylin-Eosin, Wurzel- und Mikroprothallienschnitte mit Safranin-Gentianaviolett-Orange G eine zur Untersuchung geeignete Färbung.

Zur Herstellung der körperlichen Bilder der Blätter und Ligulen benutzte ich Handschnitte von frischem und von Alkoholmaterial, die mit einem Gemisch von einem Teil Gentianaviolett in wäßriger Lösung und einem Teil konzentriertem Glyzerin nach der Aufhellung durch Chloralhydrat gefärbt wurden. Zur Herstellung der Spermatozoidenpräparate wurden die Mikroprothallien auf den Objektträger in eine dünne Gelatinelösung (etwa 0,1 Blatt in 15 ccm Wasser) gebracht. Die Spermatozoiden schlüpften dann sofort aus und wurden fixiert in Osmiumdämpfen 1—5 Minuten. Danach blieb das Präparat liegen, bis die Flüssigkeit nahezu verdunstet war, ging durch die aufsteigende Alkoholreihe (10% bis zu 70%) und zurück in Wasser zur Färbung.

Um die Geißeln der Spermatozoiden sichtbar zu machen, wurde die Zettnow-Silber-Färbung angewandt. Da das mit allerlei Partikeln durchsetzte Kulturwasser nie ganz zu entfernen war, setzte sich auf dem Objektträger zu viel Silber an ungeeigneten Stellen ab, so daß die Klarheit der Präparate darunter litt. Den besten Erfolg hatte eine 70stündige Färbung mit Gentianaviolett in wäßriger Lösung ohne Gegenfärbung. Zum Entfernen der überflüssigen Farbe wurde sehr schnell abs. Alkohol, dann Xylol-Alkohol 1 : 1 benutzt und das Präparat über reines Xylol in Canadabalsam gebracht.

Zur mikroskopischen Untersuchung stand mir ein Zeiss-Mikroskop zur Verfügung, das mit den Okularen 2, 4, 5, Compens.-Okular 12, den Objektiven A, C, E, 1/12 (homog. Immersion) und dem Winkelschen Objektiv G ausgestattet war. Beim Zeichnen wurde ein Abbescher Zeichenapparat benutzt. Die Figuren wurden in großem Maßstabe gezeichnet und photographisch verkleinert.

I. Wurzeln.

Die eingehendsten, aber auch noch unvollständigen Studien über die Wurzeln von Isoëtes stammen von Bruchmann (1874). Die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen stimmen mit den seinen vollkommen überein. Bruchmann gibt in der Hauptsache Längsschnittbilder. Seine Fig. 17 zur Bildung der ersten Wurzel beim Embryo kann ich nicht ergänzen, da ich keine entsprechenden Stadien erhalten habe. Die Figg. 15, 16, 17 geben jüngere Embryonen wieder, deren Wurzelquadrant noch nicht so weit differenziert ist, daß man erkennen könnte, wie die Wurzelbildung vor sich geht. Doch habe ich mit Fig. 5, Taf. I, die einen Längsschnitt durch die zweite Wurzel eines Embryo zeigt, ein Stadium bekommen, das vor Bruchmanns Fig. 18 einzuschalten wäre. Ich wende zur Erklärung seine Bezeichnungen an.

Doppelt schraffiert ist die Plerom-Initiale *pli*; oberhalb von ihr ist das Plerom schon deutlich zu erkennen (einfach schraffiert). Ihm vorgelagert sind die Periblem-Initialreihen *pbi*. Die eine liefert die innere Rinde *ir*, die andere die äußere Rinde *ar*. Die innere Rinde ist mit Ausnahme der Initialzellen schon zweischichtig; die äußere ist einschichtig. Sie wird umgeben vom Kalyptrodermatogen *kd*, wie Bruchmann die Schicht nennt, die durch tangentiale Teilung die Wurzelhaubenschichten abgibt und die punktiert gezeichnet ist. Die sechs im Schnitt getroffenen Zellen der ersten Wurzelhaube *wh* sind der äußerste, hell gehaltene Komplex der Wurzelspitze. In diesem Alter ist die Exzentrizität in der Lage des Pleroms noch undeutlich; sie ist aber schon angedeutet in der etwas älteren Wurzel der Fig. 18 von Bruchmann. Zu ihr gehört Fig. 27 (bei Bruchmann) als Querschnitt. Ein Querschnitt einer bedeutend dickeren Wurzel ist dargestellt in Fig. 1. Die Gewebe sind noch wenig differenziert und können deshalb nicht bezeichnet werden. Drei Wurzelhaubenschichten umgeben das Innere. Sie haben sich noch nicht an allen Stellen abgelöst. Innerhalb der Rinde liegt exzentrisch das Plerom, von dem hier erst ein einziges Gefäß *G* deutlich hervortritt. Eine Endodermis ist noch nicht ausgebildet. Die inneren Rindenzellen der einen Wurzelseite haben sich weit häufiger tangential geteilt als die der gegenüberliegenden, dem Stamm zugekehrten Seite der Wurzel. Die Bildung von Interzellularen hat in der Rinde bereits begonnen. Zur Dichotomie der Wurzel bringt Bruchmann zwei Bilder: Fig. 20 und 21. Ich habe dieselben und Stadien zwischen

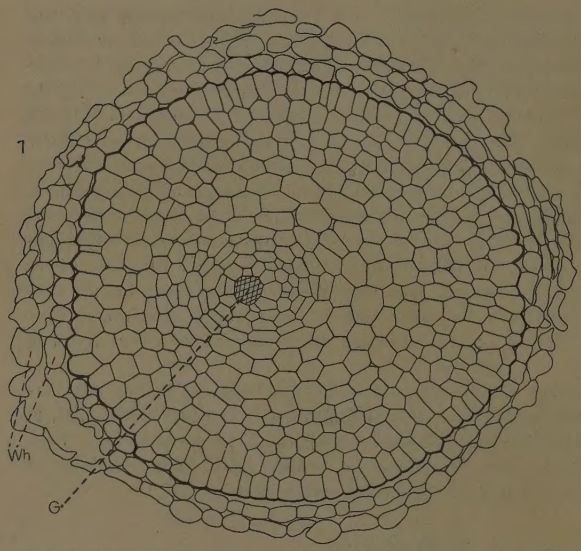


Fig. 1. Querschnitt durch eine Wurzelspitze. *Wh* Wurzelhaubenschichten, *G* Gefäß.

ihnen erhalten. Zu diesen Längsschnitten möchte ich die Querschnittfigur 2 hinzufügen, die auch die schematischen Zeichnungen 8, 9, 10 der Taf. 19 von Nägeli (1868) ergänzt. An der einen Seite (oben auf dem Bilde) hat sich die Wurzelhaube *Wh* noch nicht abgelöst; gegenüber erkennt man, daß die beiden äußeren Haubenschichten die nun geteilte Wurzelspitze noch gemeinsam umschlossen, während die beiden inneren schon den Teilspitzen zugehören. Der Schnitt ist ganz nahe der Wurzelspitze entnommen. Die Endodermis ist auch hier noch nicht ausgebildet, doch ist die Lage des Pleroms durch das große (schraffierte) Gefäß *G* in jeder Teilspitze als exzentrisch gekennzeichnet. Bruchmann sagt

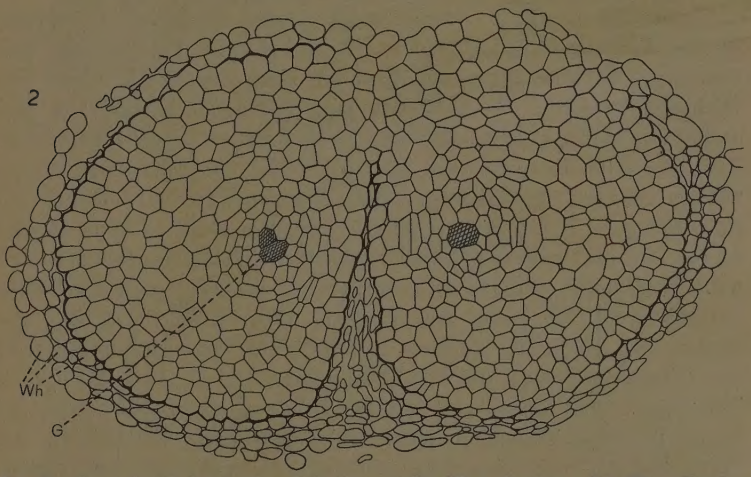


Fig. 2. Querschnitt durch eine dichotom geteilte Wurzelspitze. *Wh* Wurzelhaube, *G* Gefäß.

(S. 562): „Das Plerom liegt auch in dem Scheitel der Wurzel nicht ganz zentral." Die schematischen Wiedergaben bei Nägeli und Leitgeb entstammen Partien, die weiter von der Spitze entfernt liegen. Darauf deutet auch der wohlausgebildete große Interzellularraum in diesen Figuren hin. Man versteht sie, wenn man Fig. 3 der Taf. I betrachtet, auf der der Verlauf der Leitbündel *L* durch punktierte Linien bezeichnet ist. Erst da, wo die Punkte eingezeichnet sind, also in großer Entfernung von der Spitze, sind mit Schrauben und Ringen versteifte, gut ausgebildete Trachëiden zu erkennen.

Einen Querschnitt durch ein vollständig ausgebildetes, ganz exzentrisch gelegenes Plerom stellt Fig. 4, Taf. I dar. Eine Klärung der

feineren anatomischen Verhältnisse, über die die größten Widersprüche herrschen, muß einer besonderen Untersuchung vorbehalten bleiben. Die Gefäße sind mit *G*, die Siebteilelemente mit *S* bezeichnet und punktiert. Das Plerom ist eingeschlossen von der Endodermis *E*, die deutlich durch die in die radialen Wände eingelagerten Casparyschen Streifen erkennbar ist (siehe Mager, 1907, S. 50). Wenige Parenchymzellen der inneren Rinde (*P*) schließen das Plerom gegen den großen Interzellularraum der Wurzel ab. Ihnen sind noch Reste stark deformierter Zellen aufgelagert, die sich mit Orange *G* deutlich färben (in der Fig. 4, Taf. I weggelassen).

Auf Taf. I, Fig. 3 werden durch Kreuze die Zonen angegeben, wo die Wurzelhaarbildung beginnt. Bruchmanns Fig. 19 zeigt eine Flächenansicht eines Teiles der Epidermis einer ersten Wurzel mit den Trichommutterzellen. Diese Zellen sind bedeutend kürzer, fast quadratisch in der Aufsicht zwischen den langgestreckten Nachbarzellen. Nun behauptet Bruchmann (S. 575): „Trichommutterzellen werden vielfach gebildet; die Trichome selbst kommen aber nur spärlich zur Entwicklung." Dieses letztere kann ich in dem Maße nicht bestätigen, da die Pflanzen meiner Kulturen reichlich Wurzelhaare gebildet hatten, wenn auch nicht alle als Trichommutterzellen kenntlichen zu Haaren ausgebildet wurden (siehe auch Mager, 1907, S. 49). Die im technischen Teil erwähnten Kulturen in Nährlösung habe ich nur angesetzt, um Wurzelhaare ganz frei von Erdpartikeln und in allen Stadien zu bekommen. Die wurzelhaarbildenden Zellen treten hervor durch die Menge ihres Inhalts und die damit verbundene starke Färbbarkeit. Auf Taf. I, Fig. 2 a—g ist eine Entwicklungsreihe von Wurzelhaaren wiedergegeben. Die Zellen haben sich etwa auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Länge gestreckt; die umgebenden Zellen sind entsprechend gewachsen. Nun beginnt an dem der Wurzelspitze zugekehrten Ende der Zelle das Plasma sich zu sammeln. Die Epidermisaußenwand schiebt sich vor, wie Fig. 2 a—e angeben. Ich fand auch gegabelte Wurzelhaare, wie Fig. 2 f zeigt. Die Haare erreichten in meinen Kulturen eine Länge von etwa 3 mm. Fig. 2 g gibt nur die Basis wieder. Den Kern fand ich meist im Raum der Haarmutterzelle oder an der Grenze zwischen Zelle und Haar.

Fig. 1, Taf. I zeigt einige Zellen der Wurzelhaubenzone einer gut ausgebildeten Wurzel im Längsschnitt, in denen große Eiweißkristalloide *Ek* enthalten sind. In dieser Größe fand ich sie nur in den äußeren Teilen der Wurzelhauben.

Wegen des Verlaufs der Leitungsbahnen möchte ich an dieser Stelle noch verweisen auf den körperlich dargestellten Längsschnitt durch einen Stamm (Fig. 3). Sie sind im Stamm horizontal gerichtet und wenden sich dann plötzlich abwärts in die Wurzeln, an deren Innenseite sie verlaufen. Die erste Anlage der jungen Wurzel ist schräg bis horizontal (Hofmeister, 1855, S. 143) gerichtet, so daß man auf Stammquerschnitten oft gute Längsbilder der jüngsten Wurzeln erhält. Danach wenden sie sich abwärts. Der horizontal gerichtete

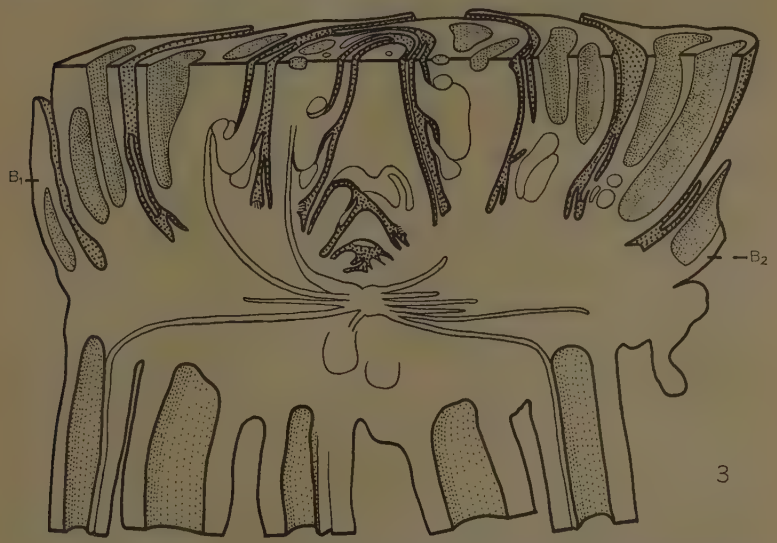


Fig. 3. Knapp einjähriger Stamm mit zweizeiliger Beblätterung. B_1 und B_2 Stümpfe der äußersten Blätter.

Teil der älteren Wurzeln entsteht erst durch das fortschreitende Dickenwachstum des Stammes.

Alle meine medianen Längsschnitte durch den Stamm sind Belege für die Behauptung Brauns (1847): „Die Wurzeln sind Seitenwurzeln einer bloß nicht verlängerten Hauptwurzel", und für die Ansicht von Lang (1915), daß der „Stamm" eine Blätter- und eine Wurzelzone hat, für die er klare Schemata gibt.

Wenn Hofmeisters (1855, S. 136) Anschauung zuträfe, daß bei Isoëtes wie bei allen Gefäßkryptogamen sämtliche Wurzeln Adventivwurzeln wären, so müßten ihre Nerven im Bereich der Blattspurstränge verlaufen. Das ist jedoch nicht der Fall. Die Leitungsbahnen der

jüngsten Wurzeln entspringen am tiefsten im „Stamm“ (entgegen Hofmeister, 1853, S. 142), am weitesten vom Sproßvegetationspunkt entfernt. Wie die Blätter an diesem stark gestauchten Sproß zwar sehr dicht, aber doch mikroskopisch deutlich erkennbar übereinander geordnet sind, so sind die Wurzeln in der Wurzelzone untereinander geordnet. Das ergibt jeder mediane Längsschnitt, auch Fig. 3. Es handelt sich um dieselbe Anordnung, wie sie die Seitenwurzeln jeder wohlausgebildeten Hauptwurzel bei Pflanzen zeigen, die höher im System stehen als Isoëtes. An Stelle einer auch makroskopisch sichtbaren Hauptwurzel ist bei Isoëtes eine meristematische Zone vorhanden, die sich nach unten nur minimal um so viel verlängert, als es für die Wurzelanlagen notwendig ist. Da diese Zone die Funktion der Hauptwurzel versieht, gebe ich ihr auch diesen Namen und bezeichne alle aus ihr hervorgegangenen, dichotom geteilten Wurzeln als Seitenwurzeln.

Ich nehme an, daß Isoëtes ursprünglich eine Landpflanze war. Darauf deutet auch das Vorhandensein von Spaltöffnungen (siehe im Abschnitt über das Blatt) hin. Als die Pflanze ins Wasser ging, haben sich auch ihre Wurzelverhältnisse dem neuen Standort angepaßt, und eine vielleicht früher vorhandene Hauptwurzel wurde nicht mehr ausgebildet. An ihrer Stelle blieb nur die oben besprochene meristematische Zone zurück, die die Wurzeln in Seitenwurzelordnung liefert. Da keine Zwischenformen bestehen, Isoëtes im System überhaupt isoliert dasteht, ist es nicht möglich, Näheres über die Beschaffenheit dieser später rückgebildeten Hauptwurzel auszusagen.

Die Exzentrizität der Seitenwurzelquerschnitte ist besonders deutlich zu erkennen an den körperlichen Querschnittbildern Fig. 1 k und l, Taf. II.

II. Sproß.

1. Achse.

Über die Anatomie des Stammes von Isoëtes ist in den letzten Jahrzehnten eingehend von Stokey (1909) bei Isoëtes echinosporum, Lang (1910), Lang (1915) und Weber (1922) gearbeitet worden. Ich möchte das Vorhandene in bezug auf den gröberen Aufbau ergänzen.

Der „Stamm“ ist nicht immer als solcher erkannt worden. Tausch (1819, S. 503) z. B. nennt ihn „Wurzel“. Bischoff (1828, Tab. 9, Fig. 42) gibt einen Längsschnitt, und De Candolle (1828) äußert sich über die jährliche Abstoßung alter „Stamm“teile. Von Mohl (1845) geht als erster näher auf den Stammbau ein. Er findet verschiedene Schichten und sagt (S. 124): „Es unterliegt wohl keinem

Zweifel, daß jede dieser Schichten das Produkt einer jährlichen Vegetationsperiode ist . . ., ein Vorgang, den ich freilich . . . nicht direkt beobachten konnte." „Die innere Masse des Stammes . . . ist blendend weiß, die äußeren Schichten sind braun." „Der kleine zentrale Holzkörper besitzt einen Bau, wie ich ihn noch bei keiner anderen Pflanze gefunden habe. Er besteht nämlich nicht aus gestreckten, in senkrechter Richtung verlaufenden Gefäßen und Zellen, sondern aus einer gleichförmigen Masse kleiner, kurzgliedriger, rundlicher, sehr locker verbundener, große Interzellulargänge und Lücken zwischen sich lassender Schläuche, welche mit unregelmäßigen Spiralfasern und Ringfasern besetzt sind." Später versuchen die Forscher (De Bary 1877, S. 291) zu entscheiden, ob dieser Zentralteil, in den die Blattnerven und Seitenwurzelbündel einlaufen, nur aus den Enden dieser Spuren bestehe oder etwas Selbständiges sei. Bei ganz jungen Stämmen hat es den Anschein, als sei außer den Blatt- und Wurzelbahnen kein eigentlicher Zentralkörper des Stammes vorhanden. Das wird deutlich an der Fig. 3. An älteren „Stämmen", die sekundäres Dickenwachstum durch ein Kambium besitzen, muß notwendig dem „Stamm" ein eigenes Leitungssystem zugesprochen werden. „Die Streckung des axialen Gewebes in Richtung der Länge," führt Hofmeister (1868) aus, „wiegt nur insoweit vor, als erforderlich ist, die trichterähnlich vertiefte Endigung des Stammscheitels," den Vegetationspunkt, „auszustülpen und die jüngeren Blätter sukzessiv auf die äußere Böschung derselben zu versetzen." Hegelmaier (1874) nennt mit Bruchmann den Stamm Rhizom, was insofern Berechtigung hat, als er meist im Erdboden steckt und unterirdischen Achsen dieser Name zukommt. Ich möchte den Ausdruck „Stamm" beibehalten. Hofmeister (1855, S. 138) und Sachs (1874, S. 468) glaubten das Längenwachstum von einer Scheitelzelle herleiten zu können und zwar Sachs von einer so vielschneidigen, wie der Stamm Furchen hat, doch schreibt Goebel (1879), daß bei den „Organen von Isoëtes" sich eine Scheitelzelle nicht nachweisen läßt, was Farmer (1890, S. 39) bestätigt und was auch ich für richtig halte.

Die Längsschnittfigur 3 stellt einen knapp einjährigen Stamm von Isoëtes lacustre dar, der noch typisch zweizeilige Beblätterung aufweist (Querschnitt unter 45° und $^3/_4$ Verkürzung in Parallelperspektive gesetzt). Man sieht den eingesenkten Vegetationspunkt mit den jüngsten Blättern, sieht, wie die nächsten auf einer Böschung — nach Hofmeister — stehen, die dann nach außen wieder abfällt. Von den äußersten Blättern *B1*, *B2* sind nur Stümpfe vorhanden, die bereits im Verrotten begriffen sind. Bei zwei Blättern, die im Bild genau

median getroffen erscheinen, kann man die Nerven bis zur Ligula verfolgen. Vom Verlauf der Wurzelbündel wurde im Abschnitt über die Wurzel bereits gesprochen. Der junge Stamm ist noch nicht gefurcht, sondern flach nach unten vorgewölbt.

Die Serie körperlich gezeichneter Querscheiben Fig. 1, Taf. II gibt einen reichlich einjährigen Stamm wieder, dessen äußere Blätter zweizeilig und dessen innerste bereits schraubig stehen. Die Figuren sind dadurch entstanden, daß passend ausgewählte, mit dem Zeichenapparat aufgenommene Mikrotomschnitte in Parallelperspektive gesetzt wurden (Winkel von 45° und Verkürzung auf $^2/_3$). Die Scheiben mußten ungleich dick gewählt werden, damit diejenigen Dinge zur Darstellung gelangen konnten, auf die es jeweils ankam. Die Serie beginnt in der Höhe der Ligulen der Blattbasen und endet direkt unterhalb des Stammes bei den obersten Seitenwurzeln. Ich erläutere nun die einzelnen Querscheibenbilder.

Fig. 1 a. Die vier großen Interzellularräume der Blätter sind durch Schattierung als solche kenntlich. Zwischen ihnen ist das Leitbündel angegeben. Jedes Blatt greift mit großen Flügeln um die weiter innen liegenden herum. Bei den Blättern im Zentrum liegen diese Flügel noch nicht in Schnitthöhe (vgl. Fig. 3). Jedem Blatt vorgelagert ist die flache Ligula *L*, deren Spitze hier nur geschnitten ist.

Fig. 1 b. Das zweite Blatt von links zeigt nur drei Interzellularräume, ebenso eins der inneren. Bei ihnen geht der Schnitt durch ein Diaphragma *D*. In dem Abschnitt über das Blatt sind diese Diaphragmen näher erörtert. Für die Blätter, die gerade auf der Böschung stehen, beginnt hier schon die Zone, in der die Ligula *L* in das Blatt eingreift.

Fig. 1 c. Auf der rechten Seite kommt ein Blatt neu hinzu. Die meisten Blätter zeigen keine Interzellularräume mehr. Es ist die Region getroffen, in der bei einigen Blättern die Ligula *L* mit zwei großen knopfartigen Gebilden im Blattgewebe sitzt. Das äußerste Blatt links und zwei weitere innen zeigen diese Knopfgestalt der Ligulabasis im Querschnitt. Zwischen diesen Knöpfen *K* läuft das Blattleitbündel *B*, das in dieser Gegend an Umfang bedeutend zunimmt. Rechts und links grenzen an die Knöpfe Gefäße *G*. Mit der Ligula beschäftigt sich ein besonderer Abschnitt (S. 339). In der Mitte ist noch ein Blatt aufgetaucht, dessen Gestalt aus dem Vergleich seiner Querschnitte in den Fig. c, d und e erhellt. In e und f umgreift es mit schwach ausgebildeten Flügeln ein noch jüngeres.

Fig. 1 d. Das Bild d setzt Fig. c fort und zeigt, wie mannigfaltig die Ligulaquerschnitte sein können. Bei *S* ist die Zone der Sporangienanlage (schraffiert) bereits erreicht. Es ist dasselbe Blatt, das in Fig. 1 b als erstes den Ligulaquerschnitt aufwies und eines der Blätter, die gerade auf der Böschung stehen. Sein Leitbündel tritt ganz nahe an das sporogene Gewebe heran. Sein linker Flügel umgreift ein Blatt, das bei *Sp* den Spalt erkennen läßt, der zwischen Ligula und dem Gewebe gebildet wird, das an der Austrittsstelle der Ligula aus dem Blatt sich ihr an der Basis vorlagert. Sadebeck (1902, S. 762) nennt den Sattel zwischen Sporangium- und Ligulagrube Sella und den nach aufwärts der Ligula anliegenden Rand Labium. Es ist derselbe Blatteil, der nach unten hin das Sporangium hüllend umgibt und dort den Namen Indusium trägt. Die Flügelränder einiger äußeren Blätter (z. B. der linke des äußersten links) stehen nun nicht mehr frei, sondern gehen in das Gewebe des Stammes über. Das wird noch deutlicher in Fig. 1 e.

Fig. 1 e. Bei den beiden Blättern links außen geht der Schnitt durch die Sporangiumanlage, die aber bei so jungen Pflanzen nicht zur Weiterentwicklung kommt. Hofmeister (1855, S. 151) hat reife Sporen erst an vierjährigen gefunden. Die Region der Ligula liegt für die meisten Blätter oberhalb dieser Scheibe. Der bei d besprochene Spalt *Sp* wird auch hier bei zwei Blättern sichtbar. Die Flügelränder gehen immer mehr ineinander und in das Gewebe des Stammes über (*F*). Die Kreise bezeichnen die Blattleitbündel *B*.

Fig. 1 f. Bei den innersten, um den Vegetationspunkt stehenden Blättern ist jetzt die Austrittsstelle der Ligula *L* aus dem Blatt erreicht, bei den sie umgebenden Blättern die Region der Sporangienanlagen *S*. Rechts kommt noch ein heruntergebrochenes Blatt *St 1* hinzu. Links erklärt sich der unregelmäßige Umriß durch die Verrottung des Blattstumpfes *St 2*, dessen Leitbündel bei *B* noch sichtbar ist. Am oberen Rande erscheinen die ersten Unebenheiten *W*, die durch den Austritt der Wurzeln aus dem Gewebe des Stammes entstehen.

Fig. 1 g. Diese Scheibe liegt noch ganz im Bereich des Stammes. Die Blattbündel sind zum Teil auf der Strecke ihres horizontalen Verlaufs *Bh*, zum Teil in der Senkrechten getroffen *Bv*. Die Wurzeln *W* erscheinen jetzt auch am vorderen Rande. Der Vegetationspunkt liegt inmitten der schwach ausgebildeten Flügel des zweitinnersten Blattes *B 2* und des innersten *B 1*, das von den Flügeln des zweiten umgriffen wird.

Fig. 1 h. Es sind nun rings herum noch mehr Wurzeln sichtbar geworden. Zu welcher Seite des Stammes sie gehören, zeigt deutlich die Exzentrizität ihrer Leitbündel. Jede einzelne ist gut durch die nächsten Bilder zu verfolgen. Die auf dieser Scheibe gezeichneten Leitungsbahnen sind, wie ich aus den vorhergehenden und nachfolgenden, hier aber nicht sichtbaren Mikrotomschnitten feststellen konnte, Blattbündel. Wenn durch die Wirksamkeit des Stammkambiums die Blätter nach außen getragen werden, infolge ungleich starker Tätigkeit des Kambiums besonders in zwei Richtungen, vergrößern sich die horizontalen Zonen ihrer Bündel, die sich weiter außen aus dieser Richtung ebenso plötzlich nach oben wenden, wie die Wurzelbündel nach unten. Das veranschaulicht Fig. 3 für beide Arten von Leitungsbahnen.

Fig. 1 i. Die Anzahl der Wurzeln, die das Stammgewebe verlassen haben, hat sich vergrößert. Die Fläche des Stammquerschnitts ist kleiner geworden. Jetzt sind die horizontalen Strecken einiger Wurzelbündel *Wh* sichtbar. In dieser Region befinden sich die Anlagen der jüngsten Wurzeln *Wa*, die wagerecht oder schräg, selten senkrecht gerichtet sind. Im Verlauf ihrer Weiterentwicklung jedoch biegen sie sich abwärts.

Fig. 1 k. Die Unebenheiten zu äußerst rechts gehören noch zu dem Stumpf des heruntergebrochenen Blattes, das in Fig. 1 f auftauchte. Die Wurzelbündel *Wv* sind in dieser Zone senkrecht oder doch fast senkrecht gerichtet, auch die in den Wurzelanlagen *W 1* und *W 2*. Die vor ihnen entstandenen Wurzeln haben bereits den großen Interzellularraum *I* gebildet, aber sich noch nicht vom Stammgewebe losgetrennt. Nur die am Rande liegenden, schon in früheren Schnitten sichtbaren Wurzeln sind gelöst vom Stammgewebe. Von einer der ältesten Wurzeln *W* links, die nicht die Länge später angelegter Wurzeln erreicht hat, ist die Spitze sichtbar.

Fig. 1 l. In der letzten Scheibe ist der äußerste untere Teil der Hauptwurzel *Hw* enthalten. Die meisten Seitenwurzeln stehen nun isoliert. Man sieht deutlich die zur Hauptwurzel hin orientierten Zentralzylinder der Seitenwurzeln. Bei allen bis auf zwei (*W 3* und *W 4*) ist der Interzellularraum gebildet. Bei *W 4* ist gut wahrnehmbar, wie die Wurzel aus dem Stammgewebe heraustritt.

Die nähere Beschaffenheit der Wurzeln ist in dem besonderen Abschnitt über sie geschildert. Bilder und Beschreibungen älterer Stämme finden sich bei Hofmeister (1855) und Lang (1915).

2a. Blatt.

Blattstellung.

An Fig. 3 ist deutlich erkennbar, daß die junge Pflanze die Blattstellung $^1/_2$ hat. Schon die am Schluß des ersten Jahres angelegten innersten Blätter beginnen mit Schraubenstellung. Diesen Übergang zeigt Fig. 1a, Taf. II. Über die Blattstellung fand ich Angaben bei Braun (1847), Hofmeister (1855), Campbell (1905) und Goebel (1930). Sie stimmen überein in der Beschreibung, wie die Stellung $^1/_2$ zu $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$ ($^5/_{13}$, $^8/_{21}$ nach Campbell, 1905, S. 553) und höheren Divergenzen übergeht. Goebel (1930) macht besonders darauf aufmerksam, daß man bei mehr als zweilappigen Stämmen „Scharen" von Blättern erkennen könne, so viel Scharen, wie der Stamm Lappen gebildet hat. Um die häufigste Blattstellung, von der natürlich die ganz jungen und auch die viellappigen Stämme abweichen, festzustellen, habe ich sie bei einem möglichst alten zweilappigen, aber rundlichen Stamm an dicken Mikrotomschnitten gemessen, und zwar an den Winkeln, die die Verbindungslinien der Blattleitbündel mit dem Zentrum bilden. Die Werte wechseln; doch ist eine $^3/_8$ nahekommende die am meisten auftretende Divergenzzahl.

Blattbau.

Das Blatt von Isoëtes hat pfriemliche Gestalt, das fertile wie das vegetative. Es ist an der Spitze rundlich, wird weiter an der Oberseite (Bauchseite) abgeplattet, wodurch zwei Kanten entstehen, die an der Blattbasis zu Flügeln ausgezogen sind. Die Mitte des Querschnitts nimmt das einzige Leitbündel ein. Von da aus laufen vier Scheidewände zur Peripherie und schließen mit dieser die vier großen Interzellularräume ein, die unregelmäßig durch ungleich dicke, senkrecht zur Blattlängsrichtung verlaufende Diaphragmen unterbrochen werden.

Den gröberen Bau des Blattes veranschaulichen die körperlichen Figuren 2, 3, 4, Taf. II. Ein vegetatives Blatt Fig. 2 ist in vier Stücken dargestellt. Die Spitze *a* ist nicht angeschnitten. Beim zweiten Stück *b* läuft der Schnitt von der Unter- zur Oberseite des Blattes tangential durch die Interzellularräume. Man sieht die ungleiche Verteilung der Diaphragmen *D*, die durch verschieden starke Streckung von Rücken- und Bauchseite noch deutlicher wird. Es ist einleuchtend, daß das Blatt weniger leicht einknickt, wenn es besonders gut mit Querspanten ausgestattet ist. Im dritten Stück *c* ist der Schnitt etwas mehr median geführt. Er trifft die Scheidewand *S* zwischen den Rückeninterzellularräumen, während er den einen vorderen anschneidet. In diesem Stück geht der runde Querschnitt in den eckigen und leicht geflügelten über.

Beim vierten Stück *d* ist der vordere Flügel zum Teil entfernt, um die Ligula freizulegen. Der Schnitt läuft median und zeigt das Blattbündel, das in der Gegend der Ligula verbreitert zwischen ihren Knöpfen hindurchgeht. Die Blattpartie *Bp* unterhalb der Ligula ist beim vegetativen Blatt sehr kurz. Sie erfährt aber eine mächtige Streckung beim fertilen Blatt (siehe auch Hofmeister 1855, S. 150). Das zeigen die Basen der Sporophylle, die die Fig. 3 und 4 darstellen.

Beim Makrosporophyll Fig. 3 sind die beiden oberen Stücke *a* und *b* median angeschnitten. Darauf deutet der Verlauf des Blattbündels *Bb* in der Schnittebene hin. Der untere Teil ist ein wenig vor der Medianen getroffen und zeigt den Verlauf des Bündels in der Bucht, die im Rücken des Sporangiums liegt. Der Bau der Ligula ist in einem besonderen Abschnitt beschrieben. Sie ist makroskopisch nicht leicht zu trennen vom Leitungsgewebe des Blattes, das sie umgibt. Das Sporangium *Sp* sitzt mit breiter Fläche im Blattgewebe fest. Von einem Stiel kann man nicht sprechen. Es wird rings herum von einem breiten Saum des Blattgewebes umgriffen, dem Indusium *I*. Das Sporangium selbst stellt einen großen Raum dar, in den Trabeculae *T* einwachsen, deren Gestalt auf Taf. II in Fig. 3 sichtbar ist. Sie fächern das Makrosporangium unvollkommen.

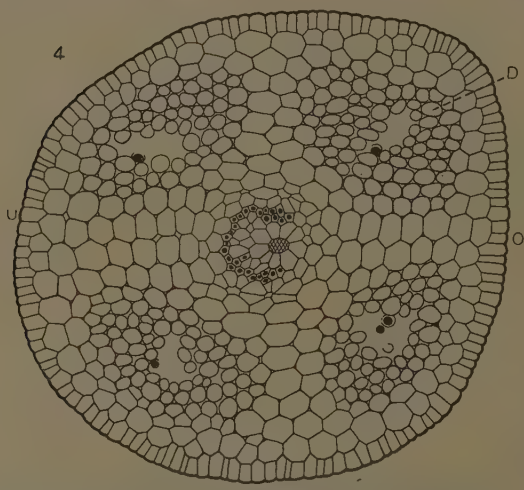


Fig. 4. Querschnitt durch ein junges Blatt. *D* Diaphragmazellen, *O* morphologische Oberseite, *U* morphologische Unterseite des Blattes.

Das Mikrosporophyll hat im Prinzip dieselbe Gestalt wie das Makrosporophyll. Fig. 4 stellt etwas mehr als die halbe Blattbasis dar, d. h. der Längsschnitt verläuft vor der Medianebene. Dadurch wird erreicht, daß das Blattgefäßbündel auf dem Querschnitt sichtbar bleibt.

Auf die Entwicklung der Sporangien im einzelnen gehe ich nicht ein. Sie ist bearbeitet worden von Hofmeister (1855), Tschi-

stiakoff (1873), Goebel (1880/81), Mer (1881), Bower (1894), Smith (1900).

Auch die Anatomie des Blattes ist verschiedentlich studiert worden, doch bedarf sie einiger Ergänzungen. Die Blattquerschnitte Figg. 4, 5, 6 stammen von einem ganz jungen Blatt, in dem die Diaphragmen sich erst bilden. Die großen Trachëiden in der Mitte sind schraffiert. Die Zellen des Siebteils sind durch Einzeichnen der Kerne hervorgehoben. Dadurch tritt der kollaterale Charakter (z. B. Farmer, 1890, S. 48) des Bündels hervor. Die morphologische Unterseite des Blattes ist mit *U*, die Oberseite mit *O* bezeichnet. Diese beginnt bereits, sich abzuplatten, so daß der Querschnitt zwei Ecken erhält. Vom Bündel nach

5

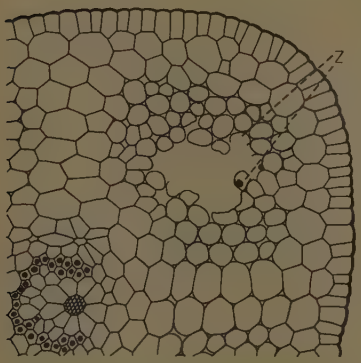


Fig. 5. Querschnitt durch dasselbe Blatt. *Z* in Auflösung begriffene Zellen.

6

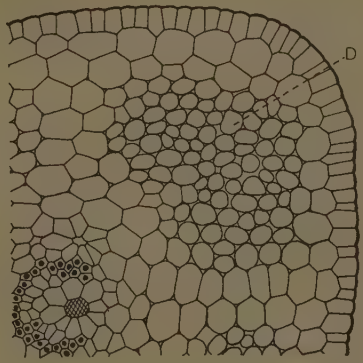


Fig. 6. Querschnitt durch dasselbe Blatt. *D* Diaphragma.

außen verlaufen deutlich sichtbar die großen, gut untereinander verbundenen Zellen der vier Scheidewände zwischen den Interzellularen. Zwar haben auch sie winzige Interzellularräume zwischen sich, doch sind diese im Verhältnis viel kleiner als die zwischen den späteren Diaphragmazellen *D*. Diese runden sich ab und werden Arme zwischen sich bilden, d. h. sie bekommen Schwammparenchymcharakter.

Das Anfangsstadium der Bildung der großen Interzellularen ist dargestellt in den Querschnittfiguren 4 und 5; Fig. 5 enthält einen großen freien Raum, an dessen Rand in Auflösung begriffene Zellen *Z* liegen. Nur bei diesen Zellen sind die Kerne mitgezeichnet. Der freie Raum ist die erste Anlage eines der vier großen Interzellularräume. Fig. 6 zeigt die Zellen, die das Diaphragma *D* bilden werden, abgerundet.

Der Einblick in dieses Stadium wird erst vollständig, wenn die beschriebenen Querschnitte zusammengesehen werden mit den Längsschnitten Figg. 2, 3, 4, Taf. III. Das Übersichtsbild Fig. 2 (tangentialer Längsschnitt) ist ein Beweis für die Behauptung von Pfeiffer (1922, S. 87), daß die Diaphragmenausbildung von oben nach unten fortschreitet. Die oberen Interzellularräume sind schon bedeutend mehr geweitet als die unteren. Die Fig. 3 und 4 veranschaulichen die Ausführungen Farmers (1890, S. 47) und die Anmerkung von Pfeiffer (1922, S. 87) über die Diaphragmenbildung. Die Zellkomplexe *D*, die die Diaphragmen ergeben, sind infolge der Längsstreckung der drei äußeren Zellschichten *V* auseinander gerückt. Dies ist bei Fig. 4 noch in geringerem Maße der Fall als bei Fig. 3. An manchen Stellen ist zu erkennen, wie die Diaphragmazellen aneinander gesessen haben. Sie bleiben nicht alle erhalten, sondern einige äußere (obere und untere) werden aufgelöst (*Z*).

Fig. 1 veranschaulicht die beginnende Interzellularenbildung in einer jungen Blattspitze. Das Leitbündel reicht nicht so hoch hinauf, als daß es noch zu sehen wäre. Dieses Bild ist als medianer Schnitt außerdem ein Beweis dafür, daß das Blatt von Isoëtes keinerlei Scheitelzelle an der Spitze aufweist, wie schon Hofmeister (1855, S. 135) angibt. Das Wachstum ist basal und erlischt an der Spitze zuerst. Die Spitzen sterben sehr bald ab, doch liegt keine Hydathodenbildung dabei vor. Es gibt bei Isoëtes keine Guttation, wie ich durch lange Beobachtung an gut erhaltenen und auch an absterbenden Blattspitzen junger Pflanzen festgestellt habe, die 0,5—1 cm über die Wasseroberfläche in wasserdampfgesättigten Raum hinausragten.

Fig. 5 gibt einen Teil eines vollständig ausgebildeten Diaphragma körperlich dargestellt wieder. Die Epidermis *E* des Blattes liegt rechts; das Leitbündel ist links zum Teil zu sehen, dazwischen spannt sich die vertikale Scheidewand *S*, die in der Höhe der Schnittoberfläche nach hinten an einen Interzellularraum, nach vorn an das Diaphragma *D* grenzt. Der horizontale Schnitt geht durch die oberste ganz durchgehende Schicht der Diaphragmazellen. Diese sind kleiner als die sie umgebenden Zellen und mit fünf bis sieben Armen ausgestattet. Sie liegen zu zwei bis sechs Zellen übereinander, je nachdem sie von den Zellen des darüber- und des darunterbefindlichen Diaphragma gelöst sind, und zwar so, daß die Interstitien *I*, wie De Bary (1877, S. 227) die kleinen Interzellularen zwischen den Diaphragmazellen nennt, einen durchgehenden Kanal ergeben. Die Zellen bilden nur nach den Seiten Arme. Nach oben und unten sitzen sie mit breiten Flächen aufeinander.

Spaltöffnungen.

Für Isoëtes lacustre und echinosporum, die allein im Titisee vorkommen, aus dem mein Material stammt, wird übereinstimmend von allen Forschern erklärt, daß sie keine Spaltöffnungen besitzen. Wenn die erwähnten Feststellungen tatsächlich zuträfen, dürfte ich an keiner Spaltöffnungen finden. Die Blätter einer jungen Pflanze aus meinen Kulturen, von der ich annehme, daß es Isoëtes echinosporum gewesen ist, hatte ich mit Chloralhydrat aufgehellt und die Luft aus ihren Interzellularen durch Erwärmen zum Teil entfernt, danach mit Gentianaviolett in wäßriger Lösung und Glyzerin conc. (1 + 1) gefärbt. Dabei fand ich Spaltöffnungen in sehr geringer Zahl, wie Fig. 6, Taf. I zeigt, über den großen Interzellularräumen. Fig. 7 a derselben Tafel gibt ein mittleres Blattstück wieder, auf dem durch $\asymp$ und $\asymp\asymp$ zwei Spaltöffnungen bezeichnet werden, die in den Fig. 7 b und c in der Aufsicht stärker vergrößert sind. Mit oo in Fig 7 a ist eine Spaltöffnung in der Seitenansicht gekennzeichnet; dieselbe vergrößert in Fig. 7 d oo. Die Luftblasen *Lu*, die nicht ganz entfernt werden konnten, machten mich durch die Spitze *S*, die sie zur Epidermis hin hatten, auf die Spaltöffnungen aufmerksam. Obwohl ich bei den jungen Blättern von Isoëtes lacustre lange suchte, fand ich dort keine. Bei älteren Blättern von Isoëtes echinosporum, die ich auch vergeblich auf Spaltöffnungen prüfte, dürfte sich der Mißerfolg aus der inzwischen eingetretenen Streckung des Blattes und dem damit verbundenen Auseinanderrücken der wenigen Spaltöffnungen erklären, während sie bei dem besprochenen jungen Blatt geöffnet waren.

Bei Engelmann (1881, S. 273) findet sich folgende Bemerkung: „Without any stomata are only I. lacustris, I. pygmaea and I. Tuckermani (submerged species). The typical European I. echinospora also belongs here, but the different American forms of this species must be classed among the next, though some of them have only very few stomata, often difficult to make out." Nach meinen Beobachtungen möchte ich behaupten, daß auch die mitteleuropäische I. echinosporum Spaltöffnungen — wenn auch nur sehr wenige — hat und sich darin von der amerikanischen Form nicht unterscheidet.

Ligula.

Wie sehr die Botaniker sich bemüht haben, über die morphologische und physiologische Bedeutung der Ligula für die Pflanze zur Klarheit zu kommen, beweisen schon die vielen Namen, die ihr gegeben worden sind: Schuppe, die in das Gebiet der Nebenblätter gerechnet

wird, Spreublatt, Deckblatt, Lingula, Ligula. Ich möchte zuerst auf Gestalt und Anatomie dieses Gebildes, danach auf seine Funktion eingehen.

Aus einer größeren Zahl aufeinanderfolgender Blattschnitte könnte man die Gestalt der Ligula rekonstruieren. Am leichtesten überschaut man sie, indem man sie aus dem Blattgewebe herauspräpariert, dem ihre Basis eingefügt ist, sie aufhellt mit Chloralhydrat und dann mit der schon erwähnten Gentianaviolett-Glyzerinmischung färbt. Auf diese Weise konnte ich die schematischen Figg. 8, 9a, 10, Taf. I herstellen. Sie zeigen deutlich den flachen herzförmigen Teil, der der Blattoberfläche vorgelagert ist, und die Basis, die gleich zwei dicken Knöpfen *K* in das Blatt eingreift. Der Querschnitt Fig. 9b, der in der Richtung des Pfeiles (Fig. 9a) geführt ist, vervollständigt das Bild. Zwischen diesen Knöpfen hindurch läuft das Blattleitbündel *B*, Fig. 10, das an dieser Stelle recht voluminös ist, sich nach oben und unten aber verjüngt. An die Knöpfe der Ligula treten trachëidale, durch Ringe und Schrauben versteifte Elemente des Blattes heran, wie sie auch im Innern des Stammes zu finden sind. Die äußerste Schicht des Blattgewebes, die direkt an das Ligulagewebe angrenzt, ist kleinzellig und mit Casparyschen Streifen ausgestattet (siehe z. B. Mager, 1907, S. 51).

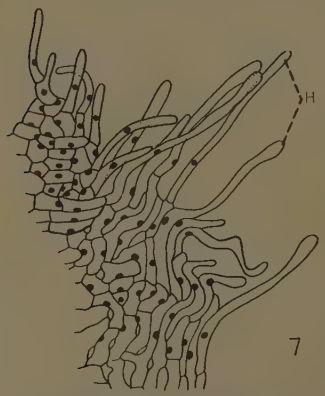


Fig. 7. Aufsicht auf den Rand der Ligulafläche. *H* zu Haaren ausgewachsene Randzellen.

Das Gewebe der Ligulaknöpfe ist festgefügt, während die herzförmige Fläche lockerer aufgebaut ist. Beide Teile enthalten weder Chlorophyll noch Stärke (Sadebeck, 1902, S. 763). Der Querschnitt der Ligulafläche an der Stelle, wo die Basis im Blattgewebe sitzt (Fig. 6, Taf. III), zeigt, wie reich an Interzellularen sie ist. Das Gewebe ist beinahe schwammparenchymatisch. Die Zellen sind durch Arme untereinander verbunden. In der Zeichnung habe ich die tieferliegenden Zellen schattiert. Das rund sieben Zellschichten umfassende Gewebe dieser Zone geht zum Rande und höher hinauf in ein dünneres (Fig. 7, Taf. III) über, bis es an der Spitze und an den seitlichen Rändern einschichtig wird. Die Randzellen *H* sind zu Haaren ausgezogen, wie das Aufsichtsbild Fig. 7 zeigt. Diese „Haare" besitzen dieselbe leichte Färbbarkeit wie die Wurzelhaare. Mit wäßriger Eosinlösung färben und

entfärben sie sich sehr schnell. Ich mußte deshalb, um überhaupt etwas vom Eindringen der Farbe wahrzunehmen, die Schnitte in Paraffinöl ansehen. Die Ligula hat, wie auch Mager fand, keine Cuticula wie das Blatt. Der Assimilation kann sie nicht dienen, da sie kein Chlorophyll besitzt. Sie eilt in ihrer Entwicklung dem Blatt voraus und stirbt — besonders an der Spitze — bald ab. Die Ligula des fertilen Blattes ist sehr viel größer als die des vegetativen. Wäre sie ein schleimabsonderndes Organ, wie Schilling (1884) und Weber (1922), auch Farmer, Scott und Hill angeben, so müßte der Schleim außerhalb der Zellen zu finden sein. Zarte Gewebe von untergetauchten Wasserpflanzen sind häufig von Gallerte umgeben, die nicht als solche aus den Zellen ausgeschieden wird, sondern durch Vergallertung der äußersten Membranschichten entsteht. Goebel (1893, S. 232) sagt, dies betreffend, daß Schleim oft an Stelle der Cuticula den Überzug junger Teile bilde. Auf der Oberfläche der Ligula ist nach meinen Untersuchungen kein Schleim vorhanden.

Seyd (1910) hat durch sorgfältige Versuche nachgewiesen, daß die Ligula von Selaginella (S. 18) Aufnahmeorgan ist. Weber (1922, S. 238) schließt aus der Struktur der Ligula von Isoëtes, daß sie Aufnahme- oder Abgabeorgan sei. Grenda (1926, S. 290) behauptet, daß die Ligula bei den Isoëtaceen nur Abgabeorgan sei, bringt aber keine Beweise dafür. Ich habe mich mit vielen und verschiedenen Versuchen um die Feststellung der Funktion der Ligula bemüht, bin aber zu keinen, mich völlig überzeugenden Ergebnissen gekommen.

2 b. Mikrosporenkeimung.

Mikrosporen.

Die Mikrosporen, die die Pflanzen meiner Kulturen 1929 erzeugt hatten, wurden Ende Oktober ausgesät. Sie keimten von der zweiten Hälfte des Dezember bis in die ersten Januartage. Anfang März 1930 erhielt ich aus später ausgesäten Sporen, die ich beim Erneuern der Kulturböden an einigen Pflanzen Ende Februar gefunden hatte, noch einmal Spermatozoiden.

Über die Mikrosporen, ihre Gestalt, ihren Inhalt und ihre Funktion haben die seltsamsten Anschauungen einander abgelöst. Tausch (1819, S. 506) nennt sie „Staub", Bischoff (1828, S. 86) „nackte Brutkörner". Die Frage nach ihrer Funktion ist für beide unlösbar. Mettenius (1850) beobachtet die Keimung und findet die „Spiralfäden". Hofmeister (1855, S. 128/29) beschreibt die äußere Gestalt dann richtig, erkennt die Bauchnaht, die weit vorspringt (von ihm „schneidige

Falte“ genannt), und gibt in seinen Fig. 7 und 8, Taf. 2 gute Abbildungen. Den Vorgang im Innern und das Aussehen der Spermatozoiden hat er infolge der noch mangelhaften Optik seiner Zeit nicht erfassen können. So kommt es auch, daß die Bilder, die Roze (1867, S. 96) und Sachs (1874, S. 461) von den Spermatozoiden zeichnen, nicht zutreffend sind. Aufschluß über die Zahl der Zellen im Mikroprothallium, in dem Millardet und Jurányi nur vier feststellen, gibt Belajeff (1889). Aus seiner Beschreibung geht hervor, daß er richtig beobachtet hat, doch sind seine Figuren nicht einleuchtend genug. Ich knüpfe deshalb bei ihm an und ergänze seine Ausführungen durch Tafeln.

Die Mikrosporen haben die Form von Apfelvierteln. Die Bauchnaht ist die Kante, in der alle vier, mindestens aber zwei und zwei, aneinanderstoßen. Seitlich gesehen ist die Rückenseite stärker gewölbt als die Bauchseite. Nach Belajeff (1885, Spalte 794) sagt Millardet: „Die Sporen haben zwei Häute: eine äußere, Episporium (jetzt als Exospor bezeichnet), welche eine Falte bildet, aus der der Bauchkamm besteht, und eine innere, Endosporium, die in den Kamm nicht hineingeht.“ Das Innere der Spore ist erfüllt vom Zytoplasma, in das der Kern und verhältnismäßig viele Reservestoffe eingebettet sind. Bei der Sporenreife bestehen sie hauptsächlich aus Stärke, die während der Ruheperiode zum großen Teil in Öl übergeht, um bei der Keimung wieder in Stärke zurückgebildet zu werden. Außerdem enthalten die Sporen Eiweiß. Campbells (1905, S. 539) Beobachtung, daß die Sporen kein Chlorophyll bilden, ist zutreffend.

Als erste Wand tritt die kleine uhrglasförmige an einem Sporenende auf. Sie grenzt eine Zelle mit dem Kern *K 1* ab und ist in allen Figuren mit *1 . . . 1* bezeichnet. Darauf folgt die Wand *2 . . . 2*, die in der Nähe von *1 . . . 1* auf die Bauchseite trifft und sich schräg durch die Spore zum Rücken erstreckt. Zu ihr senkrecht steht Wand *3 . . . 3*. Der Komplex in dem Winkel zwischen Wand *2* und *3* auf der Bauchseite der Spore wird das spermatogene Gewebe (vier Zellen) und die beiden Deckelzellen ergeben. Diese werden zuerst gebildet. Durch die Bogenwand *4 . . . 4* wird der Deckel vom spermatogenen Gewebe getrennt, das an keiner Stelle an das Endospor angrenzt. Nun wird der Deckel in zwei Zellen zerlegt durch die Wand *5 . . . 5*, die in derselben Richtung verläuft wie der Bauchkamm des Endospors. Nur ist sie kürzer. Im rechten Winkel zu ihr tritt dann Wand *6 . . . 6* auf, die den spermatogenen Komplex in zwei Zellen scheidet, von denen jede wieder durch eine zu *6 . . . 6* senkrechte Wand *7 . . . 7* in zwei geteilt wird. Jetzt sind vier Spermatozoidmutterzellen umgeben von

vier vegetativen, an die sie angrenzen, und der kleinen in der einen Spitze der Spore. Die fünf vegetativen enthalten Stärke, Öl und Eiweiß. Diese Reservestoffe fehlen in den vier inneren Zellen.

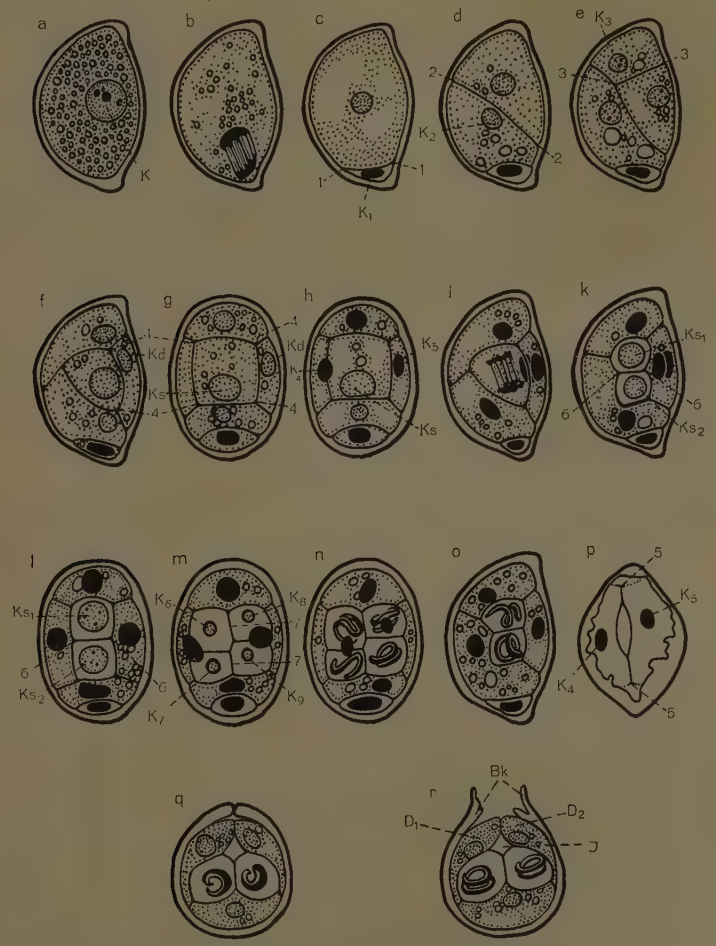


Fig. 8. Entwicklung der Mikrospore zum reifen Mikrothallium, a—p Längsschnitte, q und r Querschnitte. Die Ziffern bezeichnen die Wände nach der Reihenfolge ihres Auftretens. *Bk* geöffneter Bauchkamm des Exospors, D_1 und D_2 die beiden Deckelzellen, *I* Interzellularraum, *K* Kern der Mikrospore, K_1 bis K_5 Kerne der vegetativen Zellen, *Kd* Mutterkern der Deckelzellkerne K_4 und K_5, *Ks* Mutterkern von Ks_1 und Ks_2, die durch Teilung K_6 und K_7, K_8 und K_9 ergeben. K_6 bis K_9 Kerne der spermatogenen Zellen.

Fig. 8 veranschaulicht in Schnittbildern das Auftreten der Wände.

a) Die Spore vor der Verwandlung in ein Prothallium. Der Kern *K* enthält mehrere Nukleoli; im Zytoplasma ist viel Stärke, wenig Öl und Eiweiß vorhanden.

b) Zur ersten Teilung wandert der Kern in die Spitze, in der die erste Wand gebildet wird.

c) Die Wand *1 . . . 1* ist fertig. Die Kerne sind wieder in Ruhe.

d) Es folgt Wand *2 . . . 2*, die das ganze Prothallium durchzieht. Kern *K 2* teilt sich nicht weiter.

e) Wand *3 . . . 3* entsteht senkrecht auf Wand *2 . . . 2* nach der Bauchseite hin. Kern *K 3* wird zum Ruhekern.

f) Die Bogenwand *4 . . . 4* ist in Seitenansicht zu sehen,

g) in der Aufsicht. Der Kern des Deckels ist *K d*, *K s* der des spermatogenen Komplexes.

h) Kern *K d* ist geteilt, die Tochterkerne sind *K 4* und *K 5*. Die Wand *5 . . . 5* ist neu hinzugekommen. Sie ist in diesem Schnitt nicht zu sehen, da sie höher liegt. Vergleiche Wand *5 . . . 5* in Fig. n. Damit ist die Hülle fertig gebildet.

i) Die Figur zeigt Kern *K s* in Teilung;

k) die entstandenen Tochterkerne *K s 1* und *K s 2* und die dabei aufgetretene Wand *6 . . . 6* zeigt Fig. k.

l) Dasselbe Stadium von der Bauchseite aus gesehen.

m) Die Kerne *K s 1* und *K s 2* teilen sich und ergeben *K 6* und *K 7*; *K 8* und *K 9*. Die beiden Wände *7 . . . 7* entstehen. Damit ist der spermatogene Komplex von vier Zellen gebildet. In der weiteren Entwicklung handelt es sich nun um die Umgestaltung der Kerne zu Spermatozoiden. Die Kernsubstanz lichtet sich bei m bereits in der Mitte und tritt an die Peripherie, die sich dann stärker färbt als das Innere.

q) Der Querschnitt q wäre hier einzuschalten, in dem die Kerne beginnen, schraubig zu werden. Die übrigen Bilder veranschaulichen das Reifestadium.

n) Die Spermatozoiden sind in Bildung begriffen. Die Kerne haben in den vier in der Figur sichtbaren spermatogenen Zellen etwa $2\,^1/_2$ Windungen beschrieben (Ansicht von der Bauchseite).

o) Das letzte Stadium seitlich gesehen.

p) Der Blick fällt auf die Deckelzellen (von demselben Objekt wie Fig. n, aber hoch eingestellt). Die Kerne der Deckelzellen sind *K 4* und *K 5*.

r) Dieser Querschnitt zeigt, wie der Bauchkamm *Bk* des Exospors sich geöffnet hat; über den Zellen mit den Spermatozoiden ist der Interzellularraum *I* entstanden. Er wird sich vergrößern; die Deckelzellen *D 1* und *D 2* werden auseinanderweichen, und die Spermatozoiden können ins Wasser hinaustreten.

Fig. 9 gibt ein körperliches Bild des Mikroprothalliums vom Stadium der Fig. 8 f und g. Die Wände und Kerne sind mit denselben Bezeichnungen versehen. Die fünf vegetativen Zellen haben kleinere Kerne (*K 1* bis *K 5*), die sich sehr gleichmäßig färben und ungeteilt bleiben, während der größere Kern *Ks* in der Mitte die vier Kerne der Spermatozoidmutterzellen liefern wird.

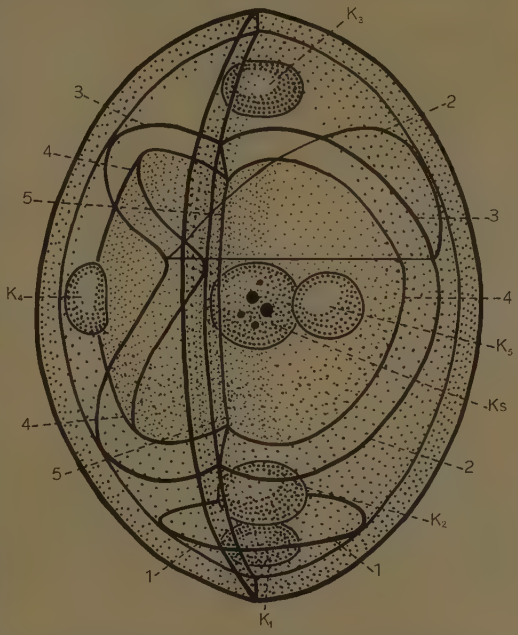


Fig. 9. Die Ziffern bezeichnen die Wände nach der Reihenfolge ihrer Entstehung. K_1 bis K_5 Kerne der vegetativen Zellen, *Ks* Kern des spermatogenen Komplexes. Schema.

Die räumlichen Verhältnisse des Reifestadiums gibt Fig. 10 wieder: Figg. a bis c in der Ansicht vom Bauchkamm, Figg. d bis f von der Seite. Die Bezeichnungen sind wie in den vorigen Beschreibungen gewählt. Fig. a und d stellen Prothallien dar, von denen je ein Viertel entfernt gedacht ist. Bei b und e ist je eine Längs-, bei c und f je eine Querhälfte fortgenommen. Die feinen, gleichmäßig verteilten Punkte bezeichnen Wände, die in der Schnittebene liegen, die dichten feinen Punkte den Schatten der Interzellularräume; die groben Punkte den äußeren Schatten des Prothalliums und in den Figg. d bis f den Schatten innerhalb des aufgesprungenen Exospors *E*. Die Kerne sind nicht eingezeichnet.

Spermatozoiden.

Die Spermatozoiden werden aus den Antheridien in Plasmablasen entlassen, aus denen sie sich durch die Geißelbewegung freimachen. Die Geißeln liegen um den Körper des Spermatozoids, doch können sie auf dem kleinen Raum nicht einzeln wahrgenommen werden. Zuerst befreien sich die vier vorderen Kopfgeißeln, danach die anderen, die hinter den vier vorderen inseriert zu sein scheinen. Die Insertions-

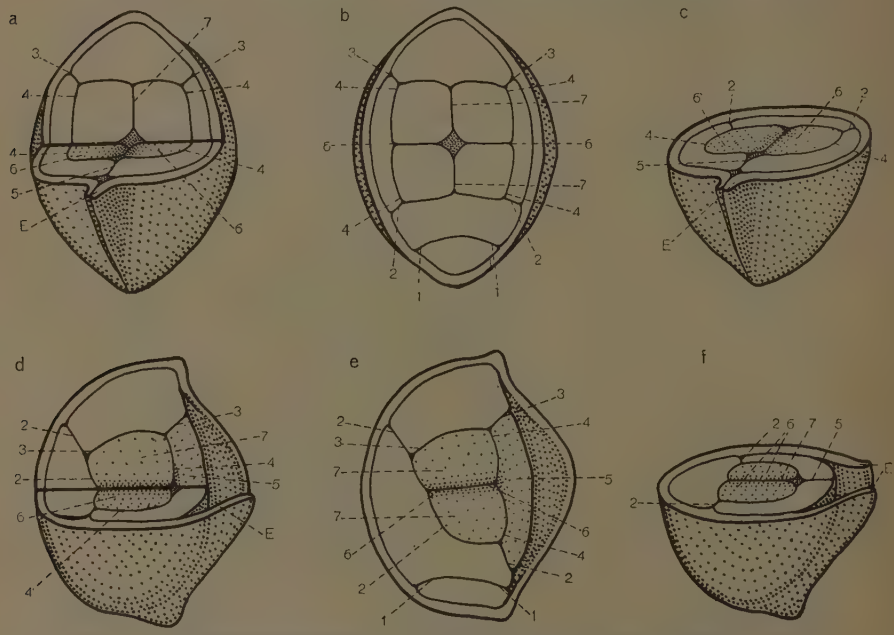


Fig. 10. Die Ziffern bezeichnen (wie in Fig. 8 und 9) die Wände nach der Reihenfolge ihres Auftretens. *E* aufgesprungenes Exospor. Schema.

stellen habe ich nicht deutlich sehen können (Fig. 11; a, b, c); doch sind sie auf die vordere Körperhälfte beschränkt. Die vier vorderen Geißeln sind meist gut zu erkennen. Am lebenden Spermatozoid, das sich in rechtsdrehender Windung langsam durch das Wasser schraubt, sieht man sie dem Körper voranschlagen, während die übrigen — noch etwa 13 — Geißeln, den Körper umgebend, nach hinten gerichtet sind. Da sie mindestens die Länge des Körpers haben, gewunden sind und noch dazu in so großer Zahl auftreten, ist bei der Kleinheit des Objekts die Einzelgeißel schwer zu verfolgen und ihre Insertionsstelle

selten festzustellen. Die Vordergeißeln scheinen hintereinander auf dem vorderen Körperende zu entspringen. Der Körper selbst hat drei bis dreieinhalb Schraubenwindungen. Er schleppt nach dem Freiwerden aus dem Prothallium noch eine Weile zwei Plasmastücke — anscheinend Scheiben — mit sich, *P1* und *P2* in Fig. a und b. Belajeff (1889, S. 122) behauptet, daß aus dem Kern der Mutterzelle der Spermatozoidkörper, aus dem Plasma die Zilien entstehen und daß die Blase der Rest des Zytoplasmas ist. Am Körper entlang zieht sich ein bandartiges, kaum sich färbendes Gebilde, das in Fig. a und b punktiert (*B*) gezeichnet ist und von dem Belajeff (S. 125) sagt: „Das bandartige Anhängsel des spiralig gewundenen Körpers der Isoëtesspermatozoiden

11

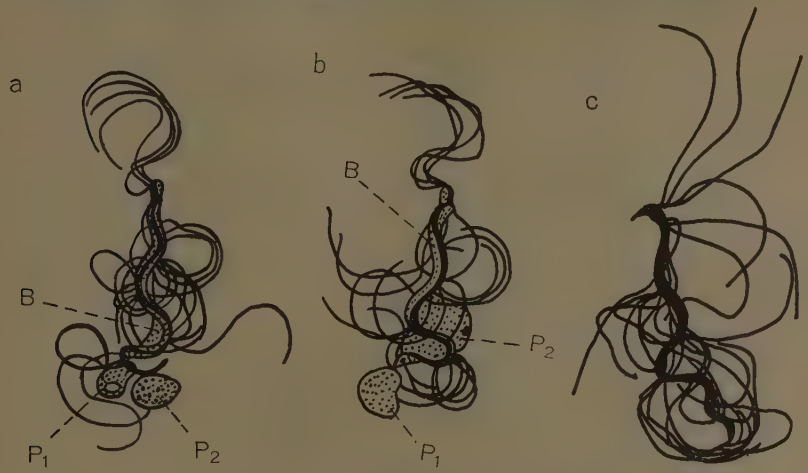


Fig. 11. Spermatozoiden. *B* achromatisches Band. P_1 und P_2 Plasmastücke.

entspricht dem spiralig gewundenen Bande bei den Schachtelhalmen und Farnen. Somit stellt bei allen Gefäßkryptogamen der Körper der Spermatozoiden ein achromatisches Band dar (*B* in Fig. a und b), in welchem ein Chromatinfaden oder Körper eingeschlossen ist.“ Fig. 12a und b sind Wiedergaben desselben Objekts; Fig. a zur Zählung der Geißeln mit hinweisenden Punktreihen und Zahlen 1—17 versehen, Fig. b ohne diese. Die Geißeln samt dem Plasmaklumpen *P* haben sich vom Körper gelöst, der schon ein wenig deformiert ist. Das achromatische Band ist nicht mehr zu erkennen. Durch 70stündige Färbung mit Gentianaviolett sind die Geißeln so deutlich sichtbar geworden, daß ich sie einzeln zeichnen konnte. In diesem Fall sind es 17, die alle

der vorderen Körperhälfte angehaftet und sich beim Aufkleben auf den Objektträger abgelöst haben. Es handelt sich offenbar um ein Spermatozoid, das schon abgestorben oder doch sehr erlahmt war, als es in den Osmiumtetroxyddämpfen fixiert wurde.

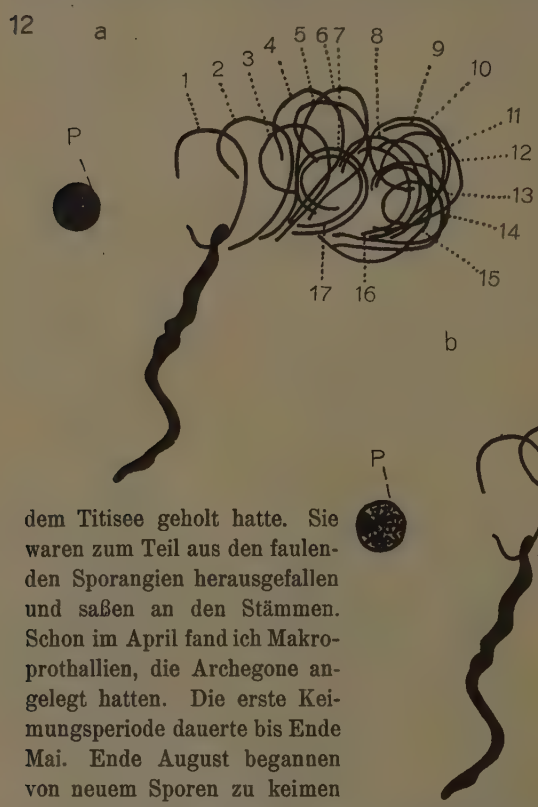


Fig. 12. Spermatozoid mit abgelösten Geißeln, *P* Plasmaklumpen. Abb. a zur Zählung der Geißeln mit Ziffern versehen.

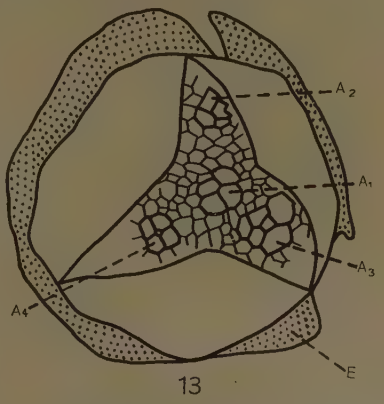
2c. Makrosporenkeimung.

Die Makrosporen wurden auf die im technischen Teil beschriebene Weise ausgesät, nachdem ich die Mutterpflanzen Anfang April 1928 aus dem Titisee geholt hatte. Sie waren zum Teil aus den faulenden Sporangien herausgefallen und saßen an den Stämmen. Schon im April fand ich Makroprothallien, die Archegone angelegt hatten. Die erste Keimungsperiode dauerte bis Ende Mai. Ende August begannen von neuem Sporen zu keimen und in der zweiten Hälfte des November 1928 eine dritte Serie. Einzelne Keimlinge folgten bis zum Juli 1929 nach. Das Wasser wurde nur zum Teil und selten erneuert. Die Kulturen waren mäßiger Helligkeit ausgesetzt.

Gibt man die Makro- und Mikrosporen zusammen in ein Gefäß, so wickeln sich die Makrosporen geradezu in eine Hülle von Mikrosporen ein. An gefärbten Präparaten stellte ich fest, daß die Makrosporen von einer Gallertschicht umgeben sind, in der die Mikrosporen hängen bleiben. Die Befruchtung ist dadurch erleichtert, daß in diesem

Falle die Spermatozoiden nur eine kurze Wasserstrecke zu durchschwimmen haben, um die Archegonien zu erreichen.

Die Umwandlung der Makrospore zum Makroprothallium ist verschiedentlich beschrieben worden: Farmer (1889), Campbell (1890/91). Meine eigenen Beobachtungen stimmen überein mit denen von Campbell (1890/91) an I. echinosporum. Fig. 13 zeigt die Makrospore mit geplatztem Exospor *E* von oben. Die Wandbildung schreitet von der Spitze zur Basis fort, d. h. von der Stelle, wo die drei planen Flächen sich treffen, mit denen die Makrospore den drei Schwestersporen der Tetrade angesessen hat. An der Spitze entwickelt sich das erste Archegon *A 1*, dessen vier oberste Halszellen deutlich zu erkennen sind. Bald nach Anlage des ersten Archegons werden drei andere *A 2*, *A 3* und *A 4* gebildet unter den drei Spalten des Exospors und dann die weiteren in absteigender Folge, d. h. von der Spitze der Spore zu deren Äquator. Werden die ersten Archegone nicht befruchtet, so bilden sich immer mehr, bis schließlich die ganze obere Hälfte des Prothalliums damit bedeckt ist: Fig. 14 zeigt rund 25 Archegonanlagen. Diese Beobachtung stimmt überein mit einer Angabe von Kienitz-Gerloff (1881, Spalte 786), der 20—30 Archegone als Höchstzahl angibt im Gegensatz zu anderen Forschern. Das Exospor ist abgefallen. Mit Camp-



13

Fig. 13. Makroprothallium. A_1 zuerst angelegtes Archegon, A_2, A_3, A_4 später gebildete Archegone. *E* Exospor.

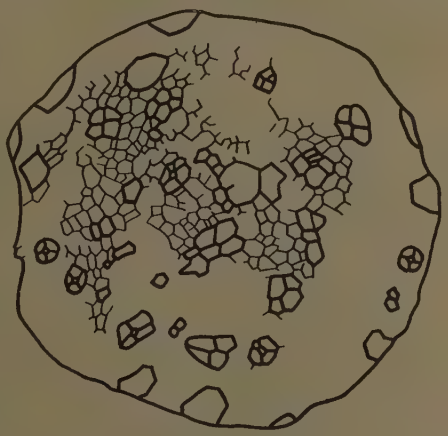

14

Fig. 14. Altes Makroprothallium mit etwa 25 Archegonanlagen. Das Exospor ist abgefallen.

bell (1890/91, S. 242) kann ich sagen, daß auch das Makroprothallium kein Chlorophyll enthält und auf die Reservestoffe, die es besitzt, angewiesen ist. Wenn diese verbraucht sind, ohne daß sich ein Embryo entwickelt, stirbt es ab. Ich habe immer nur einen Embryo entwickelt gefunden, wenn auch mehrere Archegone angelegt waren.

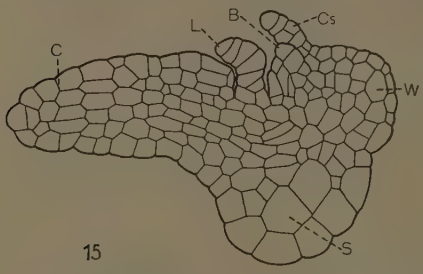


Fig. 15. Junger Embryo. *B* erstes Blatt, *C* Cotyledon, *Cs* Cotyledonarscheide, *L* Ligula, *S* Saugfuß, *W* Wurzel.

Die Reservestoffe des Makroprothalliums sind in der Hauptsache Stärke, dann Öl und Eiweiß, wie beim Mikroprothallium (siehe auch Müller [1848, Stück 16], Hofmeister [1855, S. 157] und Fitting [1900, S. 117]). Daß das Prothallium immer diese, nie die gewölbte Seite nach oben kehrt, erklärt Hofmeister (1868, S. 622) physikalisch: „Nun ist, da der obere Teil des Prothalliums spezifisch leichter ist, stets der Scheitel der Makrospore nach oben gewendet." Ich habe dieselben Schnittbilder der Archegone wie Campbell (1890/91) bekommen und bestätige seine Ergebnisse.

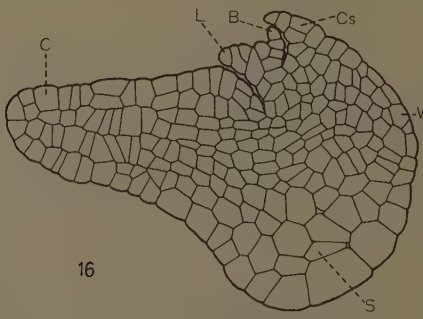


Fig. 16. Embryo, ein wenig älter als der in Fig. 15.

Zur Entwicklung des Embryo gibt es verschiedene Figuren in der Literatur, doch fehlen in allen die genetischen Linien. Es sind auch nicht so viele Stadien in so lückenloser Folge vorhanden, als daß man die Linien finden und einzeichnen könnte. Mir selbst fehlen die jüngeren Stadien, so daß auch meine Embryonenwiedergaben Figg. 15, 16, 17 dieser Linien entbehren müssen. Es gibt bei Hofmeister (1855) und Campbell (1890/91) jüngere und ältere Stadien, zu denen ich Figg. 15, 16, 17 als Zwischenstadien hinzufügen möchte. Die Erklärung der Bezeichnungen ist folgende: C = Cotyledon; Cs = Cotyledonarscheide; W = Wurzel; S = Saugfuß; B = 1. Blatt; L = Ligula. Vielleicht können später einmal die genetischen Linien auf Grund vollständiger Entwick-

lungsreihen und mit Hilfe körperlicher Bilder der jüngsten Embryonen ergänzt werden. Wahrscheinlich werden für den Saugfuß zwei Quadranten des Embryo verbraucht, für die erste Wurzel und den Cotyledon je einer. Der Stammscheitel wird eingesenkt angelegt und ist noch nicht als solcher zu erkennen. Erst in Fig. 17 beginnt die Differenzierung der Gewebe. Die Zellen zwischen Wurzel und Cotyledon haben sich längs geteilt und gestreckt. An dieses Bild würden sich Fig. 2, Taf. 4 und danach Fig. 4, Taf. 4 bei Hofmeister anschließen, wo die ersten Gefäße bereits als solche an der Aussteifung durch Ring- und Schraubenverdickungen zu erkennen sind.

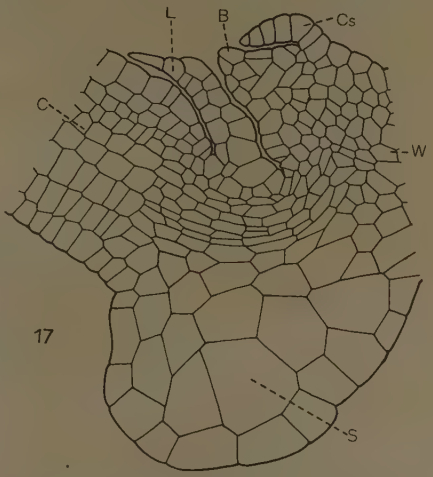


Fig. 17. Embryo, Beginn der Differenzierung der Gewebe.

Fig. 18 zeigt den Saugfuß *S* im Makroprothallium *Pr*. Die Figur ist so stark vergrößert, daß der Inhalt eingezeichnet werden konnte, um zu veranschaulichen, wie

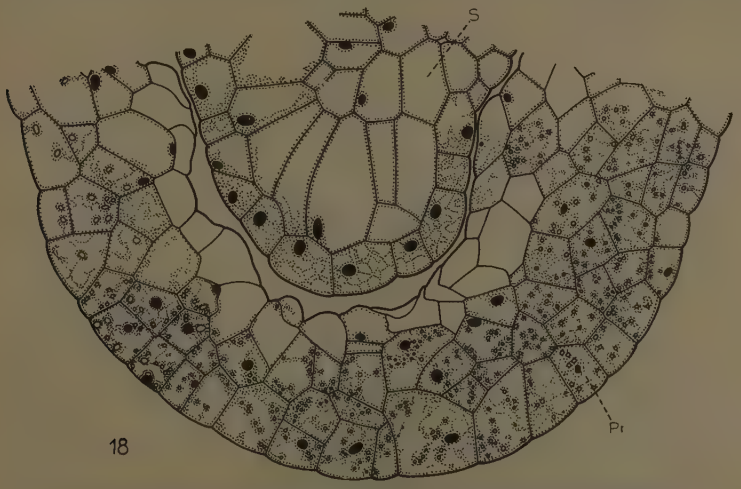


Fig. 18. Saugfuß des Embryo mit umgebendem Makroprothalliumgewebe. *Pr* Prothallium, *S* Saugfuß.

der Embryo die Reservestoffe des Prothalliums verbraucht. Die Zellen, die direkt an den Saugfuß angrenzen, haben schon ihren Inhalt abgegeben. Die äußerste Schicht der Saugfußzellen ist die aufsaugende, während den Zellen, die nach innen an sie grenzen, auch Leitfunktion zukommt. Hofmeister (1855) zeichnet noch verschiedene Entwicklungsstadien älterer Embryonen und junger Pflanzen, deren Reihe dann wieder vervollständigt wird durch den körperlichen Längsschnitt einer einjährigen Pflanze Fig. 3, der im Abschnitt über den Stamm beschrieben wurde.

Zusammenfassung.

I. Wurzel.

Die Längsschnittbilder Bruchmanns durch junge und dichotom geteilte Isoëtes-Seitenwurzeln sind durch entsprechende Querschnittbilder ergänzt. Die Wurzelhaarentwicklung ist verfolgt und dargestellt.

Die Zellen der äußeren Seitenwurzelhaubenteile zeichnen sich durch zahlreiche Eiweißkristalloide vor allen anderen Geweben aus.

Die Gefäßbündel verlaufen in den Seitenwurzeln vertikal. Ihr horizontaler Abschnitt innerhalb des Gewebes der Hauptwurzel entsteht in Verbindung mit dessen sekundärem Dickenwachstum. Aus der Entstehungsfolge der gewöhnlich als Wurzeln bezeichneten Gebilde geht hervor, daß sie Seitenwurzeln einer nicht verlängerten Hauptwurzel sind.

II. Sproß.

1. Achse.

Der Aufbau des Stammes, der unteren Partie der Blätter und der Hauptwurzel ist durch körperliche Darstellung einer in Scheiben zerlegten und einer längs geschnittenen Pflanze veranschaulicht. Die Blattnerven verlaufen in den Blättern vertikal. Ihre horizontalen Abschnitte innerhalb des Stammgewebes entstehen analog denen der Wurzeln.

2 a. Blatt.

Bei der Blattstellung alter Stämme sind Werte, die sich der Divergenzzahl $^3/_8$ nähern, am häufigsten.

Einblick in den Blattbau gewähren körperliche Bilder eines vegetativen Blattes und der Basen zweier fertiler Blätter. Die Anatomie des Blattes und der Blattspitze, insbesondere die Entwicklung der Diaphragmen habe ich untersucht und dargestellt.

Isoëtes (wahrscheinlich echinosporum) hat Spaltöffnungen in sehr geringer Zahl. Die Gestalt und Anatomie der Ligula ist durch Zeich-

nungen erläutert. Die Ligula ist in hohem Maße für wäßrige Farbstofflösungen durchlässig. Sie ist nicht schleimabsonderndes Organ.

2 b. Mikrosporenkeimung.

Die Entwicklung des Mikroprothalliums aus der Mikrospore konnte Schritt für Schritt verfolgt und bis zur Bildung der Spermatozoiden räumlich dargestellt werden. Das Ausschlüpfen der Spermatozoiden ließ sich oft beobachten. Als Insertionsstelle der Geißeln, deren Zahl etwa 17 beträgt, ist die vordere Körperhälfte der Spermatozoiden anzusehen.

2 c. Makrosporenkeimung.

Das aus der Makrospore entstehende Makroprothallium legt zunächst ein Archegon an. Wird dieses nicht befruchtet, so folgen weitere bis zu 20 oder 30 nach. Einige Bilder junger Embryonen erweitern die Reihe der in der Literatur enthaltenen. Durch ein Schnittbild wird belegt, daß der Embryosaugfuß dem Makroprothallium die Reservestoffe entzieht.

Die beschriebenen Untersuchungen über Isoëtes lacustre L. wurden im botanischen Institut der Universität zu Marburg (Lahn) ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. P. Clausfen, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab und an ihrem Verlauf mit stetem Interesse teilnahm, spreche ich meinen herzlichsten Dank aus.

Literaturverzeichnis.

Die in der Arbeit benutzte Literatur ist mit * versehen.

*1877 De Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.

1911 Beer, R. Studies in spore development. Ann. of Botany, **25**, 199—214.

*1885 Belajeff, W. Antheridien und Spermatozoiden der heterosporen Lycopodiaceen. Bot. Zeitung, **43**, 794—800.

*1889 Belajeff, W. Über Bau und Entwicklung der Spermatozoiden bei den Gefäßkryptogamen. Berichte der dtsch. bot. Gesellschaft, **7**, 122—125.

1897 Bertrand, C. E., Cornaille, F. et Hovelacque, M. Remarques sur la structure des Isoëtes. Bull. Soc. Belg. de Géol., de Paléont. et d'Hydrol., **11**, 484—493.

*1828 Bischoff, G. W. Die kryptogamischen Gewächse. Rhizokarpeen und Lycopodeen, 2. Liefg. 70—96. Nürnberg 1828.

*1894 Bower, F. O. Studies in the morphology of spore-producing members. P. I. Equisetineae and Lycopodineae. Proc. Roy. Soc., London **54,** 172—176.
1908 Bower, F. O. The embryology of pteridophytes. Rep. Brit. Assoc. **78,** Meeting Leicester 1907, 686—687, London 1908.
1908 Bower, F. O. The origin of a land flora. London 1908.
1846 Braun, A. Über die nordamerikanischen Isoëtes-Arten. Flora **29,** 177 bis 180, Regensburg 1846.
*1847 Braun, A. Weitere Bemerkungen über Isoëtes. Flora, **30,** 33—36, Regensburg 1847.
*1863 Braun, A. Isoëtes-Arten der Insel Sardinien. Monatsber. d. kgl. preuß. Akademie d. Wiss. zu Berlin 1863, 554—624. Berlin 1864.
*1874 Bruchmann, H. Über Anlage und Wachstum der Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., **8** (N. F. 1), 522—578.
*1890 Campbell, D. H. Die ersten Keimungsstadien der Makrospore von Isoëtes echinospora Durieui. Ber. d. dtsch. bot. Gesellschaft, **8,** 97—100.
*1891 Campbell, D. H. Contributions to the lifehistory of Isoëtes. Ann. of Botany, **5,** 231—258. 1890/91.
1905 Campbell, D. H. Mosses and Ferns. New York 1905, 2. Auflage.
*1828 De Candolle, A. P. Isoëtes lacustris. Organographie der Gewächse (Übers. Meisner, C. F.) **2,** 250—251. Stuttgart und Tübingen 1828.
*1878 Caspary, R. Isoëtes echinospora Durieui in Preußen. Schriften d. phys.-ökon. Gesellsch. zu Königsberg, **19,** 40- 42. Königsberg 1879.
1741 Dillen, M. D. Historia muscorum. Oxford 1741. 540—542.
*1911 Domin, K. Morphologische und phylogenetische Studien über die Stipularbildungen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, **24,** 117—326.
*1881 Engelmann, G. The genus Isoëtes in North America. Transact. Acad. of Science St. Louis, **4,** 358—390. St. Louis 1886.
1889 Farmer, J. B. Preliminary note in the morphology and development of Isoëtes lacustris L. Ann. of Botany, **3,** 131. 1889/90.
*1889 Farmer, J. B. On Isoëtes lacustris L. Proc. Roy. Soc. **45,** 306—308.
*1890 Farmer, J. B. On Isoëtes lacustris. Ann. of Botany, **5,** 37—62. 1890/91.
*1900 Fitting, H. Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Zeitung, **58,** 107—165.
1878 Fliche, M. P. Les Isoëtes des Vosges. Mem. de l'Acad. Stanislas de Nancy, Sér. 4, **11,** 177—202. Nancy 1879.
*1925 Fujii, K. Über die Entlassung der Spermatozoiden von Isoëtes. Flora, Goebel-Festschrift 1925, **18—19,** 115—126.
1862 Gay, J. Une excursion botanique à l'Aubrac et au Mont-Dore principalement pour la recherche des Isoëtes du Plateau central de la France. Bull. soc. bot. de France, **9,** 18—30; 102—113.
*1863 Gay, M. J. Voyage botanique au Caernarvonshire, dans le North-Wales, fait en août 1862, en vue d'une étude particulière des Isoëtes de cette contrée. Bull. soc. bot. de France, **10,** 270—278.
1909 Glück, H. Über die Lebensweise der Uferflora. Englers bot. Jahrbücher, **43,** 104—119.
1924 Glück, H. Wasser- und Sumpfpflanzen. **4,** 22ff.
*1879 Goebel, K. Über Sproßbildung auf Isoëtesblättern. Bot. Zeitung, **37,** 1—6.

*1880 Goebel, K. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. I. Bot. Zeitung, **38**, 545—552; 561—571.
1880 Goebel, K. Erwiderung gegen Celakowsky. Bot. Zeitung, **38**, 413—419.
*1881 Goebel, K. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. II. Bot. Zeitung, **39**, 681—694; 697—706; 713—720.
*1893 Goebel, K. Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Teil, 6. 1. Liefg. Wasserpflanzen. 217—373. Marburg 1893.
*1930 Goebel, K. Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., 2. Teil. Jena 1930.
*1926 Grenda, A. Über die systematische Stellung der Isoëtaceen. Botan. Archiv. **16**, 268—296.
1891 Guignard, L. Sur l'existence des „sphères attractives" dans les cellules végétales. Compt. rend. des séances de l'Académie des sciences de Paris. **112**, 539—542.
*1874 Hegelmaier, F. Zur Kenntnis einiger Lycopodinen. Bot. Zeitung, **32**, 481—488; 497—505; 513—524.
*1855 Hofmeister, W. Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. I. Die Entwicklungsgeschichte der Isoëtes lacustris. Abh. der math.-phys. Klasse der kgl. sächs. Gesellsch. der Wissenschaften. **2**, 123—167.
1863 Hofmeister, W. Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen. Jahrbücher f. wiss. Botanik. Herausg. Pringsheim. **3**, 293.
*1868 Hofmeister, W. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Handb. der physiol. Botanik, **1**, Abt. 2, 405—664.
1872 Janczewsky, E. von. Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Zeitung, **30**, 440—441.
*1881 Janczewsky, E. de. Études comparées sur les tubes cribreux. Cherbourg 1881.
*1882 Jurányi, L. Über den Pollen der Gymnospermen. Bot. Zeitung, **40**, 843—844.
*1881 Kienitz-Gerloff, F. Über Wachstum und Zellteilung und die Entwickelung des Embryos von Isoëtes lacustris. Bot. Zeitung, **39**, 761—770; 785—795.
1890 Kruch, O. Istologia ed istogenia del fascio conduttore delle foglie di Isoëtes. Malpighia, **4**, 56—82.
*1910 Lang, W. H. On the stock of Isoëtes. Rep. British Assoc. Adv. Sc., Meeting at Sheffield 1910, 784, London 1911.
1915 Lang, W. H. Morphology of Isoëtes. Lancashire and Cheshire Nat. **7**, 406.
*1915 Lang, W. H. Studies on the morphology of Isoëtes. Mem. Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc., **59**, 1—56.
*1895 Lignier, O. Sur une assise plissée sous-ligulaire chez les Isoëtes. Bull. Soc. Lin. de Normandie, Sér. 4, **9**, Fasc. 1, 40—46.
*1907 Mager, H. Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. Inaugural-Dissertation, Marburg 1907. Bibliotheca bot. Heft 66, Stuttgart 1907.
1889 Marquand, E. D. On the genus Isoëtes. Trans. Guernsey Soc. of Natural Science, 1889.
1907 Marquette, W. Manifestations of polarity in plant cells which apparently are without centrosomes. Beihefte Bot. Centralblatt, Abt. I. **21**, 281—303.
*1881 Mer, E. Du développement des sporanges et des spores dans l'Isoëtes lac. Bull. soc. bot. de France, **28**, 109—113.

*1881 Mer, E. Recherches sur le développement des sporanges stériles dans l'Isoëtes lacustris. Compt. rend. scéanc. de l'Acad. de Paris, **92,** 310—312.
1886 Mer, E. De la formation des bulbilles dans l'Isoëtes lacustris de lac de Longemer. Assoc. franç. pour l'avanc. des scienc. 15 sess. à Nancy. 1. part., 145. Paris 1888.
*1847 Mettenius, G. Über Azolla. Linnaea 1847, 272.
*1850 Mettenius, G. Zur Fortpflanzung der Gefäßkryptogamen. Beiträge zur Botanik, Heft 1, Heidelberg 1850.
*1867 Mettenius, G. Über Phylloglossum. Bot. Zeitung, 1867, 99.
1869 Millardet, M. A. Le prothallium mâle des cryptogames vasculaires. Strasbourg 1869.
*1845 Mohl, H. von. Über den Bau des Stammes von Isoëtes lacustris. Linnaea 1845, **3,** 122—128.
1882 Motelay, L. et Vendryès. Monographie des Isoëteae. Actes de la soc. Linn. de Bordeaux, Sér. 4, **6,** 309—404.
*1848 Müller, K. Geschichte der Keimungen von Isoëtes lacustris. Bot. Zeitung, **6,** 297—304; 313—320; 329—337; 345—354.
*1868 Nägeli, C. und Leitgeb, H. Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. 4. Heft, Leipzig 1868.
1923 Palmer, T. C. A monograph of the Isoëtaceae. Amer. Fern Journal, **13,** 89—92.
*1922 Pfeiffer, N. E. Monograph of the Isoëtaceae. Ann. Missouri Bot. Garden, **9,** 79—232.
1876 Piccone, A. Notizie e osservazione sopra l'Isoëtes Durieui. Nuovo Giornale bot. ital. **8,** Nr. 3.
1881 Prantl, K. Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. Schizaeaceae, Heft 2.
*1867 Roze, E. Les anthérozoides des cryptogames. Ann. des sciences nat. bot. 5, Sér. **7,** 96.
1872 Russow, E. Vergleichende Untersuchungen über Leitbündel-Cryptogamen. Mém. de l'Acad. Imp. des Sciences de St. Pétersbourg, Sér. 7, **19,** 139—140.
*1874 Sachs, J. Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl., 461—475. Leipzig 1874.
1902 Sadebeck, R. Isoëtaceae. Engler u. Prantl: Die natürl. Pflanzenfamilien. I, 4; 756—779.
1886 Schenck, H. Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
1887 Schenck, H. Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca bot. **1,** Cassel 1887.
*1894 Schilling, A. J. Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora **78,** 280—360.
*1910 Seyd, W. Zur Biologie von Selaginella. Inauguraldissertation. Jena 1910.
*1905 Shibata, K. Studien über die Chemotaxis der Isoëtes-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Botanik (Pringsheim) **41,** 561—610.
*1900 Smith, R. W. The structure and development of the sporophylls and sporangia of Isoëtes. Bot. Gazette, **29,** 225—258; 323—346.
1902 Solms-Laubach, H., Graf zu. Isoëtes lacustris, seine Verzweigung und sein Vorkommen in den Seen des Schwarzwaldes und der Vogesen. Bot. Zeitung, **60,** 179—206.
*1909 Stokey, A. G. The anatomy of Isoëtes. Bot. Gazette, **47,** 311—335.

1891 Strasburger, E Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histologische Beiträge. III. Jena 1891.
1921 Takamine, N. Some observations in the lifehistory of Isoëtes. Bot. Mag. Tokyo, **35**, 184—190.
*1819 Tausch, J. F. Über Isoëtes lacustris, eine in Böhmen aufgefundene Pflanze. Bot. Zeitung **1**, 501—507, Regensburg 1819.
*1873 Tschistiakoff, J. Notice préliminaire sur l'histoire du développement des sporanges et des spores de l'Isoëtes Durieui Bory. Nuovo Giorn. bot. ital. **5**, 207.
1871 Tieghem, M. Ph. van. Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. Ann. des Scienc. Nat. Sér. 5, Botanique, **13**, 5—314. Paris 1870/71.
*1888 Vines, S. H. On the systematic position of Isoëtes. Ann. of Botany, **2**, 117—123; 223—224.
1930 Wada, B. Mikrurgische Untersuchungen über die Entlassung der Spermatozoiden von Isoëtes. Cytologia, **1**, 286—306.
*1922 Weber, U. Zur Anatomie und Systematik der Gattung Isoëtes. Hedwigia, **63**, 219—262.
1915 West, C. und Takeda, H. On Isoëtes Japonica. A. Br. Transact. Lin. Soc. London. 2. Ser. Botany, **8**, 333—376.
1908 Winkler, H. Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei bot. II, 293—454.

Erklärungen zu den Tafeln I—III.

Tafel I.

Fig. 1. Zellen der Wurzelhaubenzone mit Eiweißkristalloiden *Ek*.
Fig. 2 a—g. Entwicklungsreihe von Wurzelhaaren.
Fig. 3. Übersichtsbild einer dichotom geteilten Wurzel. Die Kreuze bezeichnen die Zonen, in denen die Wurzelhaarbildung beginnt. *L* Leitbündel.
Fig. 4. Exzentrisch gelegenes Plerom einer ausgebildeten Seitenwurzel. *E* Endodermis, *G* Gefäße, *P* Parenchymzellen der inneren Rinde, *S* Siebteilelemente (Siebr. punktiert, Leitpar. unpunktiert).
Fig. 5. Längsschnitt durch die zweite Wurzel eines Embryo. *ar* äußere Rinde, *ir* innere Rinde, *kd* Kalyptrodermatogen, *pbi* Periblem-Initialreihen, *pli* Plerom-Initiale, *wh* Wurzelhaube.
Fig. 6. Übersicht über einen Teil eines jungen Blattes von Isoëtes — wahrscheinlich echinosporum — mit Spaltöffnungen über den großen Interzellularräumen.
Fig. 7. a Übersicht über ein mittleres Blattstück zur Darstellung der Lage der in Fig. 7 b, c, d stärker vergrößerten Spaltöffnungen bei ×, ×× und oo. *Lu* Luftblasen, *S* Spitze der Luftblasen.
Fig. 8. Ligula von der Seite gesehen. Schema. *K* knopfartige Gebilde, mit denen die Ligula im Blattgewebe sitzt.
Fig. 9. a Rückenansicht der Ligula. Schema. Der Pfeil deutet auf die Richtung der Schnittführung für den Querschnitt 9 b.
Fig. 10. Ligula mit eingefügtem Blattbündel B. Die kurzen Gefäße im Blattgewebe, die die Knöpfe der Ligula rings umgeben, sind in diesem Schema nicht berücksichtigt.

Tafel II.

Fig. 1 a—l. Serie körperlich gezeichneter Querscheiben durch einen reichlich einjährigen Stamm mit außen zweizeiliger, innen bereits schraubiger Blattstellung, bei den Blattbasen beginnend und endend, wo die Seitenwurzeln austreten. *B* Blattleitbündel, B_1 innerstes, B_2 zweitinnerstes Blatt, *Bh* horizontaler Teil der Blattleitbündel im Stamm, *Bv* vertikaler Teil der Blattleitbündel im Stamm, *D* Diaphragma, *F* Flügelränder der Blattbasen, *G* kurze Gefäße des Blattgewebes, *Hw* Hauptwurzel, *I* Interzellularräume der Wurzeln, *K* Ligula-Knöpfe, *L* Ligula, *S* Sporangienanlagen, *Sp* Spalt zwischen Ligula und Blatt, St_1 und St_2 Stümpfe heruntergebrochener Blätter, *W* Wurzeln, *Wa*, W_1, W_2, W_3, W_4 Wurzelanlagen, *Wh* horizontaler Teil der Wurzelbündel, *Wv* vertikaler Teil der Wurzelbündel.

Fig. 2. Vegetatives Blatt in 4 Teile, a, b, c, d zerlegt.

Fig. 3. Makrosporophyllbasis, Fig. 4 Mikrosporophyllbasis, beide in 3 Teilen a, b, c dargestellt. *Bb* Blattbündel, *Bp* Blattpartie unterhalb der Ligula, die beim fertilen Blatt bedeutend vergrößert ist im Vergleich mit der entsprechenden Partie beim vegetativen, *D* Diaphragma, *I* Indusium, *S* Scheidewand zwischen den Interzellularräumen, *Sp* Sporangium, *T* Trabeculae.

Tafel III.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine Blattspitze, Beginn der Interzellularenbildung.

Fig. 2. Übersichtsbild für Fig. 3 und 4. *D* Diaphragma, *V* vertikal sich streckende Zellzüge, *Z* in Auflösung begriffene Zellen.

Fig. 5. Körperliche Darstellung eines vollständig ausgebildeten Diaphragma. *D* Diaphragmazellen, *E* Epidermis, *I* Interstitien, *S* Scheidewand zwischen den Interzellularräumen.

Fig. 6. Querschnitt des flächenförmigen Teils der Ligula an der Stelle, wo die Ligulabasis im Blattgewebe sitzt.

Fig. 7. Querschnitt des Ligulablattes, höher entnommen als der in Fig. 6.

Vergrößerungstabelle.

Tafel I.	Figg. 1, 4, 5	260	Textfigg. 11 a—c; 12 a und b . . 990
	Figg. 2, 7 b, 7 c, 7 d . .	54	8 a—r 660
	Figg. 6, 7 a	26	1, 2, 5, 6, 15, 16, 17, 18 195
	Fig. 3	9	4 163
	Figg. 8—10 . . . Schemata		7 139,5
Tafel II.	Figg. 2, 3, 4	15,6	13 und 14 78
	Fig. 1	10,5	3 13,95
Tafel III.	Figg. 1, 3, 4, 5, 6, 7 .	156	9, 10 a—f . . . . . Schemata
	Fig. 2	15,6	

Beiträge zur Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse einiger Farngattungen.

(Neurogramme, Aspleniopsis, Trismeria, Selliguea, Pleopeltis, Loxogramme, Dictyopteris, Triphlebia, Diplora und Diplaziopsis.)

Von **Alice Landmann** (Leipzig).

Mit 30 Abbildungen im Text.

Die vorliegende Arbeit will dazu beitragen, Klarheit in die Einordnung einiger Polypodiaceengattungen zu bringen. Es handelt sich bei den folgenden Untersuchungen um Formen, die bisher meist recht oberflächlich angesehen worden sind. Meine Aufgabe war es, diese so vernachlässigten Gattungen einer genaueren Prüfung, besonders anatomischer Art, zu unterwerfen. Die gewonnenen Ergebnisse führten dann, soweit möglich, zu einer Festlegung der Verwandtschaftsverhältnisse.

I. Abschnitt: **Die Gattung Neurogramme.**

In der Literatur herrschen über Anschluß und Umfang der Gattung Neurogramme große Unstimmigkeiten. Es sei hier kurz das Hauptsächlichste aus der Geschichte der Gattung wiedergegeben. Bei Hooker findet man in „Synopsis Filicum" noch alle Neurogrammeen unter der Gattung Gymnogramme aufgezählt. Die fortschreitende systematische Spezialisierung ließ Link 1841 die Gattung Neurogramme unter folgender Definition von Gymnogramme trennen:

„Frons pinnata, pluriesque pinnatisecta nec non pedate bipinnatifida. Sori lineares nervos laterales obtegentes approximatos parallelos." Link stellt zu der von ihm aufgestellten Gattung drei Arten: Neurogramme rufa, N. tomentosa, N. pedata. Seine Definition war jedoch zu unscharf und zu weit gefaßt. Darin lag der Grund, daß im Laufe der Zeit die Zahl der zu Neurogramme gerechneten Arten bei den einzelnen Forschern ziemlich verschieden war. Christ faßt in „Farnkräuter der Erde" unter „Neurogramme" Arten mit ungeteilten Fiedern oder Fiederchen, in denen die Nerven zweizeilig parallel gefiedert sind, und deren lange linealen Sori den Nerven in ihrer ganzen oder nahezu ganzen Länge folgen, zu-

sammen. Acht verschiedene Spezies fallen nach ihm unter diese Definition. Diels beschreibt die Gattung folgendermaßen: „Sori fast die ganze Länge der Adern einnehmend, doch das Ende meist freilassend, ohne Paraphysen, Blätter einfach, seltener doppelt gefiedert, mit länglichen, ovalen oder herzförmigen Fiedern und einem dichten Indument. Seitenadern *II* meist gegabelt, zur Seitenader *I* fiederig, seltener fächerförmig gestellt, mitunter anastomosierend.“ Nach ihm gehören schon 20 Arten zu der so definierten Gattung. Christensen führt im „Index Filicum“ 21 Spezies an, die zu Neurogramme gezählt worden sind.

Meine nächste Aufgabe war es nun, alle die zu Neurogramme gestellten Arten in bezug auf ihre Zusammengehörigkeit zu prüfen. Aus den Resultaten ergab sich dann ohne weiteres die Frage nach der Berechtigung der Gattung überhaupt. Mir standen im Münchner Herbar 14 Formen zur Verfügung. Verschiedene zum Vergleich nötigen Arten sind mir aus dem Berliner Herbar in dankenswerter Weise zugestellt worden.

Christensen löst im „Index Filicum“ schon die Neurogrammearten in mehrere verschiedene Gattungen auf. Ich habe mich bei meinen Untersuchungen an diese von ihm angegebenen Gruppen gehalten, ihre Zusammengehörigkeit, ihren Anschluß und ihre Beziehungen untereinander geprüft. Es seien im folgenden die einzelnen Neurogrammearten nach verschiedenen Gattungen, deren Berechtigung die Untersuchung ergab, getrennt behandelt.

Ia. Die Gattung Ceropteris.

Diels führt unter den Neurogrammeen Neurogramme tartarea, N. calomelanos, N. peruviana und N. triangularis mit auf. Die Gattung Ceropteris (Link) dagegen ist bei ihm nur durch zwei Arten: Ceropteris sulphurea und C. argentea vertreten. Link gibt als wesentliches Merkmal für Ceropteris an: „Pinnulae subtus, rhachis stipesque junior pulvere albo insperso“. Die Wachshaare sind es also, die diese Gymnogramme äußerst nahestehende Gattung von ihr trennt. Bei Link bilden die oben angeführten Neurogrammeen mit Ausnahme von N. triangularis einen Teil der von ihm aufgestellten Gattung. Dem Beispiel Links folgend, zählt auch Christ die oben angeführten Arten nicht zu Neurogramme, sondern zu Ceropteris.

Es galt für mich nun festzustellen, ob es sich bei Neurogramme tartarea, N. calomelanos, N. peruviana und N. triangularis um typische Gymnogrammeen, die mit Recht infolge ihrer Wachshaare zu Ceropteris gestellt worden sind, oder um Neurogrammeen handelt, die nach An-

gaben von Diels nichts mit der Gattung Ceropteris zu tun haben, sondern anderen Neurogrammeen nahestehen. Es wurden von mir alle vier teils zu Ceropteris, teils zu Neurogramme gestellten Arten untersucht und zum Vergleich auch die von Diels allein zu Ceropteris gestellten C. sulphurea und C. argentea herangezogen.

Die Untersuchung ergab, daß Neurogramme triangularis von den anderen Arten zu trennen ist. Es werden deshalb nur zunächst die drei übrigen Formen hier näher behandelt. Vorausgeschickt sei, daß häufig eine scharfe Trennung innerhalb dieser drei Arten sehr schwer ist, daß sie in manchen Fällen kaum durchgeführt werden kann.

Alle drei Farne besitzen ein kurzes, schief ansteigendes, aufrechtes Rhizom. Dieses Rhizom ist rund, und in seinem Inneren verläuft eine Siphonostele. Nach außen schließt sich an den Bündelring eine braun imprägnierte Rinde an, die mit kleineren, wenig verdickten, schwarz imprägnierten Zellen abschließt. Auch in dem von der Siphonostele umschlossenen Gewebe finden sich verdickte und imprägnierte Zellen. Das Rhizom ist dicht mit unten breiteren, oben lanzettlichen Schuppen besetzt. Sie sind einschichtig und sitzen mit breiter Basis an. Die Zellwände sind unverdickt und braun gefärbt. Die Schuppenspitze weist häufig durch Gerbstoffinhalt Schwarzfärbung auf. Es entspringen allseitig dünne, zylindrische Wurzeln am Rhizom. Die Siphonostele gibt ein U-förmig gebogenes Bündel an den Blattstiel ab. Dieses teilt sich sofort in vier, zwei größere und zwei kleinere Bündel. Ein Stück oberhalb der Blattbasis verschmelzen jeweils ein größeres und ein kleineres davon zu einem, so daß der Blattstiel schließlich nur noch von zwei Bündeln durchzogen wird. Der Xylemteil ist hier 3-förmig gekrümmt. Die kleinen Endodermiszellen führen dunklen Inhalt. Die Rinde besteht aus parenchymatischen Zellen mit braunen Wänden. Nach außen zu werden die Zellen etwas kleiner und ihre Imprägnation stärker. Von einem Sklerenchymring kann man aber nicht sprechen. Der Blattstiel ist durchnittlich 25 cm lang. Das Blatt ist doppelt gefiedert (Fig. 1).

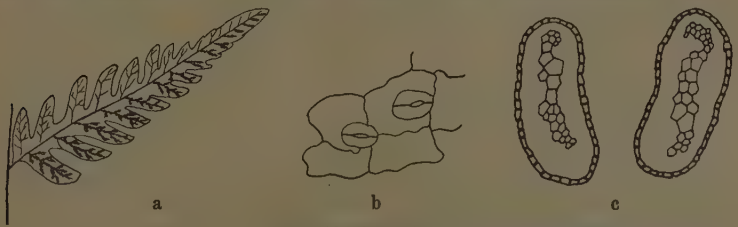


Fig. 1. Ceropteris tartarea: a Fertiles Fiederchen; b Spaltöffnungen; c Leitbündel im Blattstiel.

Am fertilen Blatt ist der Blattrand umgeschlagen. Die Epidermis der Blattoberseite besteht aus langgestreckten, kaum gewellten Zellen. Spaltöffnungen und Haare fehlen. Auf der Blattunterseite findet man in gewellter Epidermis reichlich Spaltöffnungen mit einer Vorzelle. An den Nerven, besonders auch neben den Sporangien, aber ebenso auf der Fläche, sitzen reichlich kleine Drüsenhaare, die meist aus zwei Stiel- und einer Köpfchenzelle bestehen. Sie scheiden das Wachs aus, das in feinem Staub die ganze Blattunterseite bedeckt. Die Blattextur ist dünn. Die Nervatur ist einfach offen, gabelig. Alle Nerven der Sekundärfiederchen sind mit Sporangien so dicht besetzt, daß es erscheint, als sei auch die zwischen den Nerven liegende Fläche von ihnen bedeckt. Die Sporangien sind kurzgestielt. Es treten zwei oder vier Stomiumzellen auf, daneben kommen 1—2 Epi- und 3—4 Hypostomiumzellen vor. Die Anuluszellenzahl beträgt 18. Die Sporen sind tetraedrisch. Die einzelnen Pyramidenflächen sind an den Kanten je von einer an den Ecken unterbrochenen Leiste umgeben. Sie gehören zu Dunzingers Typ 5.

Nach alledem bleibt wohl kaum ein Zweifel, daß wir es hier mit echten Gymnogrammeen zu tun haben. Es scheiden also diese drei Arten aus den Neurogrammeen aus. Nach den Untersuchungsergebnissen möchte ich sie entgegen der Einordnung von Diels ohne weiteres neben Ceropteris argentea und C. sulphurea einordnen.

Im Anschluß an diese Gruppe sei gleich noch Neurogramme scandens (Fée) behandelt. Neben ihr werden von Fée Neurogramme tomentosa und Neurogramme rufa angeführt. Nach allem, was ich an nicht sehr reichlichem Material sehen konnte, handelt es sich bei Neurogramme scandens um eine typische Gymnogrammee. Ein Rhizom und Schuppen lagen mir leider, sowohl an Münchner als auch an Berliner Material, nicht zur Untersuchung vor. Über den Blattstiel macht Fée folgende Angaben: „Neurogramme scandens est la seule du genre qui s'appuie sur les plantes voisines pour se soutenir, il sera donc facile de la reconnaître ses pétioles, ainsi que ses rachis, ceux-ci flexueux, sont du plus beau rouge.“ Die Pflanze kommt in Sphagnumpolstern im Moor vor. Das mir vorliegende Exemplar stammte aus Rio de Janeiro. Es finden sich am Blattstiel vereinzelt mehrzellige, einreihige, spitze Haare mit etwas kutinisierten Wänden. Ein weiter oben durch den Stiel geführter Querschnitt zeigt ein Leitbündel, das den Eindruck macht, als sei es aus zwei verschmolzenen Bündeln entstanden. Die Rinde wird von dünnen, braungefärbten Zellen gebildet. Die Blattspreite ist doppelt, an der Spitze einfach gefiedert. Die einzelnen Fiederchen sind ungestielt oder kaum gestielt, teilweise sogar mit der Mittelrippe verschmolzen. Die Unterseite der Fiederchen ist ziemlich dicht mit glatten, langen, spitzen Haaren, die sich schon am Blattstiel fanden, besetzt. Es stehen diese Haare sowohl auf der Blattfläche, als auch an den Nerven zwischen den Sporangien. Die Epidermis der Blattunterseite ist gewellt und enthält reichlich von einer Vorzelle umgebene Spaltöffnungen. Die Blattoberseite ist

gleichfalls dicht behaart. Die Nervatur ist einfach gabelig. Die einzelnen Nerven werden von Sporangien mit Ausnahme der Enden dicht besetzt. Die Sporangien besitzen 2—4 Stomiumzellen, 2—3 Epi- und 2—3 Hypostomiumzellen. Der Anulus besteht aus 18—20 Zellen. Die Sporangien sind kurz gestielt. Die Sporen sind tetraedrisch und haben den für die Gymnogrameen typischen Kiel.

Ausbildung der Spore und der Sporangien, Anordnung der letzteren, Blattteilung, Art der Spaltöffnungen und Nervatur sind eindeutige Beweise für einen Einschluß dieser Form in die Gattung Gymnogramme.

Ib. Die Gattung Coniogramme.

Es wurden Coniogramme fraxinea und C. japonica von mir nochmals genauer geprüft, da Christ in „Farnkräuter der Erde" beide Arten unter den Neurogrammeen aufzählt, ihre Selbständigkeit also noch nicht erkannt hat. Diels gibt u. a. als Charakteristika der Gattung an: „Sori lineal, den Adern der Länge nach folgend, ohne Paraphysen. Sporen kugelig-tetraedrisch. Rhizom kriechend. Blattstiel ungegliedert dem Rhizom angefügt, mit einem halbzylindrischen Leitbündel. Blatt einfach- oder doppeltgefiedert". Mit Rücksicht auf die ausführliche Bearbeitung, die die Gattung Coniogramme von Hieronymus inzwischen erfahren hat, seien die Ergebnisse hier kurz und unter besonderer Betonung des zu Ergänzenden mitgeteilt.

Coniogramme fraxinea ist ein überaus verbreiteter Farn der Tropen der alten Welt. Er besitzt ein langes, zylindrisches, kriechendes Rhizom mit dichtem Schuppenbesatz. Im Rhizominneren verläuft eine schmale Siphonostele. Das Xylem besteht meist nur aus einer einzigen Tracheidenreihe. Die einzelnen Tracheiden besitzen dicke, braun imprägnierte Wände, die sich deutlich gegen den hellen, ungefärbten Siebteil abheben. Dieser ist ebenfalls sehr schmal, meist nur zweireihig. Auf ihn folgt eine Reihe großer, parenchymatischer Zellen, an die sich dann die kleine, an ihrer inneren, an die Stele grenzenden Wand, etwas verdickte Endodermis mit deutlichem Casparystreifen anschließt. Die Rinde besteht aus parenchymatischen Zellen mit braun imprägnierten Wänden. Nach außen zu wird die Imprägnation etwas stärker. Ein Sklerenchymring ist nicht da. Der Abschluß des Rhizoms nach außen wird von vier an die Rinde angrenzenden Zellreihen gebildet, die im Gegensatz zu den übrigen Rindenzellen durch ihre Hellfärbung und besonders dünne Ausbildung auffallen. Die Schuppen sind mit breiter Basis angeheftet. Ihre Wände sind dünn und braun gefärbt. An der Blattstielbasis findet man ein großes, hufeisenförmig gebogenes Leitbündel. Bei Coniogramme japonica konnte ich verfolgen, daß es aus zwei in den Stiel eintretenden, aber sofort verschmelzenden Bündeln entstanden ist. Ungeteilt durch-

zieht es den ganzen Blattstiel. Die umgebende Rinde ist schmal und hellparenchymatisch. Außen wird sie von einem dicken, stellenweise von dünnen Zellen unterbrochenen Sklerenchymmantel abgeschlossen. Die Blattspreite ist einfach, bei erwachsenen Blättern in ihrem unteren Teile doppelt gefiedert. Die Spitze läuft in eine lange Träufelspitze aus. Die Nervatur ist offen gabelig. Die Nervenenden sind zu Hydathoden angeschwollen. Auf der Blattunterseite kommen reichlich Spaltöffnungen mit einer Vorzelle vor. Zwischen den Sporangien, vereinzelt auch auf der Blattfläche, stehen Drüsenhaare mit deutlich braunem Inhalt in der Endzelle. Die Nerven sind mit Ausnahme des äußeren Randes mit Sporangien besetzt. Ich konnte an einem Exemplar von Coniogramme japonica die Fruktifikation beobachten. Es entstehen die Sporangien zuerst an den der Mittelrippe am nächsten liegenden Gabelungsstellen der Nerven oder unmittelbar anschließend an die Mittelrippe. Von da aus schreitet ihre Ausbildung dann linienförmig den Nerven folgend nach dem Rande zu fort (Fig. 2). Die Sporangien haben 2—4 Stomium-, 3 Epi- und 3 Hypostomiumzellen. Der Anulus wird meist von 15 Zellen gebildet. Die Sporen sind tetraedrisch, braun und haben ein deutliches strukturiertes Perispor.

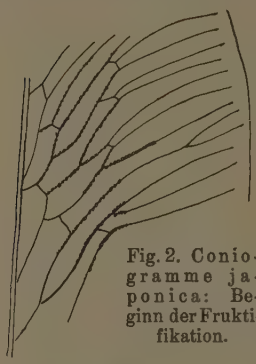


Fig. 2. Coniogramme japonica: Beginn der Fruktifikation.

Coniogramme fraxinea gegenüber stellt C. japonica einen etwas weiter entwickelten Typus dar. Sie unterscheidet sich von ersterer zunächst deutlich durch ihre teilweise maschenbildende, aber am Rande immer offene Nervatur. Ein weiteres, gutes Unterscheidungsmerkmal bietet das Rhizom, in dem sich bei Coniogramme japonica an Stelle einer Siphonostele eine Dictyostele findet. In allen übrigen Merkmalen, wie Schuppen, Sporangien, Haarbildung stimmen beide Formen im wesentlichen überein.

Hieronymus hat noch einige andere zu Coniogramme gestellte Arten untersucht, deren Erwähnung, da sie nie zu Neurogramme gestellt worden sind, zu weit führen würde.

Nach allem, was eigene Untersuchungen ergab und was Hieronymus mitteilt, ist klar ersichtlich, daß die Coniogrammeen als selbständige Gattung zu werten sind. Verwandtschaftlich schließen sie sich sehr eng an die Gymnogrameen an, mit denen sie in allen wesentlichen Merkmalen übereinstimmen. Hieronymus stellt sie in die Nähe von Syngramme. Übereinstimmend sind zwischen beiden Gattungen die Ausbildung der Blattspreite und die Sporangienanordnung. Es fehlt jedoch

bei Coniogramme die für Syngramme charakteristische Ausbildung von Borstenhaaren am Rhizom und Drüsenhaaren am Sporangium. Ich möchte auf Grund dieser Unterschiede unmittelbare Beziehungen zwischen Coniogramme und Syngramme nicht annehmen. Je nachdem, welche Bedeutung den einzelnen Merkmalen zuerteilt wird, können die Ansichten hier etwas auseinandergehen.

Ic. Die Gattung Gymnopteris.

Neurogramme rufa, N. tomentosa, N. ferruginea, N. Delavayi und N. vestita sind von Christensen mit noch einigen anderen Arten zur Gattung Gymnopteris (Bernhardi) zusammengefaßt worden. Auf das wechselvolle Schicksal dieser Gattung sei hier nicht näher eingegangen (vgl. Goebel „Gymnopteris" Annales botaniques de Boitenzorg XXXVI, 122). Erwähnt sei nur, daß Diels die oben angeführten Arten noch zu Neurogramme stellt. Christ trennt N. vestita und N. Delavayi von N. tomentosa und N. rufa. Erstere rechnet er zu Gymnogramme, letztere beiden zu Neurogramme. Für mich handelt es sich hier nun hauptsächlich um drei Fragen:

1. Bilden die von Christensen zu Gymnopteris gestellten ehemaligen Neurogrammeen eine Einheit?
2. Wo finden sie ihren Anschluß?
3. Wie verhalten sie sich verwandtschaftlich zu den übrigen Neurogrammeen?

Aus dem Münchner Herbar standen mir alle fünf oben erwähnten Formen zur Verfügung. Geographisch scheiden sie sich in zwei Gruppen: Neurogramme rufa, N. tomentosa und N. ferruginea sind in Südamerika, N. Delavayi und N. vestita in Asien, und zwar N. Delavayi im Nordwesthimalaya, N. vestita in China beheimatet. Hand in Hand gehen kleine Unterschiede im Bau, die mir jedoch zu unwesentlich erscheinen, als daß sie eine Trennung der Arten in verschiedene Gattungen, wie Christ sie durchführt, gestatten. Es seien hier aber der genauen Prüfung wegen zwei Vertreter verschiedener Erdteile getrennt behandelt.

Neurogramme rufa, ein südamerikanischer Farn, besitzt ein kurzes, soweit an etwas kümmerlichem Herbarmaterial ersichtlich, halb aufrechtes Rhizom. Wie der etwas abgeplattete Querschnitt zeigt, wird es im Inneren von einer mehr oder weniger dreieckig ausgebildeten Siphonostele mit schmalem Xylem- und Phloemteil durchzogen. Die Stele wird von einer kleinen, schwer sichtbaren Endodermis umgeben. An diese schließen sich nach außen 8—10 Schichten dünner, hellparenchymatischer Zellen mit häufig braunem, körnigen Inhalt an. Es folgen

darauf 8—10 Reihen gleichfalls parenchymatischer Zellen, deren Zellwände braun imprägniert sind. Inhaltkörnchen habe ich in ihnen nicht gesehen. Nach außen zu wird die Imprägnation der Wände stärker. Die Epidermis und zwei oder drei darunterliegende Schichten erscheinen häufig völlig schwarz. Das von der Siphonostele umschlossene Gewebe gliedert sich ebenfalls wieder in etwa sechs auf die Endodermis folgende dünne Zellreihen mit Körncheninhalt und einen dunkleren Kern, bestehend aus kleineren Zellen mit schwarz imprägnierten Wänden. Außen weist das Rhizom ziemlich dichten Besatz mit längeren Drüsenhaaren und Schuppen auf. Letztere haben bei allen hier behandelten Formen einen typischen Aufbau und seien deshalb etwas ausführlicher behandelt. Ihre Gestalt weist wenig Auffälliges auf. Sie ist lanzettlich. Die Basis ist verbreitert und dient als Anheftungsstelle. Die einzelnen Zellen sind, sowohl an der Basis, als auch weiter oben langgestreckt und auffällig durchsichtig. Ihre Wände sind schwach-rotbraun gefärbt. Besonders charakteristisch neben der Durchsichtigkeit und der rötlichen Wandfärbung ist aber ein die Schuppe häufig in ihrer Mitte durchziehender schwarzer Streifen. Er wird gebildet durch in den mittleren, langgestreckten Schuppenzellen sich befindlichen Gerbstoffinhalt. Betont sei aber, daß dieser Streifen nicht unbedingt da zu sein braucht. Meist geht er nicht bis in die Spitze der Schuppe hinauf. Seine Breite wechselt. Teilweise können alle Schuppenzellen bis auf eine schmale Randzone solchen Inhalt führen. Am Schuppenrand findet man häufig kleine Drüsen. Sie scheinen aber an älteren Schuppen zu verschwinden. Die Rhizomstele gibt ein Bündel an das Blatt ab, das allein erhalten bleibt, und den ganzen Blattstiel durchzieht. Dieses Bündel weist für alle hier behandelten Arten typische Gestalt auf. Es ist hufeisenförmig gebogen. Das Xylem besteht aus zwei, einen Winkel einschließenden, 3-förmig gekrümmten Teilen. Das Phloem ist ziemlich dick. Das ganze Bündel wird umgeben von einer kleinen Endodermis mit braungefärbten Wänden und Casparistreifen. Nach außen schließt sich die dünne aus Zellen mit braungefärbten Wänden bestehende Rinde an, die allmählich in kleinere, etwas verdickte Zellen übergeht. Die Blattstiellänge schwankt zwischen 15—30 cm. Außen ist der Stiel mit spitzen, langen Haaren, die oft rötlichen Inhalt führen, dicht besetzt. Die Blattspreite ist einfach gefiedert. Die Teilblättchen sind eiförmig und kurz gestielt. Bei N. tomentosa können die untersten Fiederchen wiederum gefiedert sein. Darin liegt der eigentliche Unterschied zwischen ihr und Neurogramme rufa, einer ihr im übrigen außerordentlich nahestehenden Art. Die Blattoberseite weist geringen Haar

besatz auf. Die Blattunterseite ist dicht mit Drüsenhaaren überzogen, die ihr ein rötliches Aussehen verleihen. Die Epidermis von Ober- und Unterseite ist gewellt. Es finden sich auf der Unterseite reichlich Spaltöffnungen, die bei allen diesen Formen von mehreren Zellen umgeben sind. Die Nervatur ist offen gabelig. Die Gabeläste reichen nicht bis zum Rand. Sie sind an ihren Enden schwach angeschwollen. Alle Sekundärnerven der Teilblättchen sind dicht mit Sporangien besetzt, die aber, entgegen früheren Anschauungen, nicht auf die Fläche übertreten. Zwischen den Sporangien stehen reichlich Drüsenhaare. Die Sporangien sind kurzgestielt. Sie sind bei den südamerikanischen Formen durch 4 oder 5 Stomiumzellen, 3—5 Epi- und 2—3 Hypostomiumzellen charakterisiert. Der Anulus aller Formen, sowohl der südamerikanischen, als der asiatischen ist dadurch ausgezeichnet, daß er schon ein kleines Stück vor dem Stiel aufhört, so daß eine unverdickte Zelle sich einschaltet. Er besteht aus 13—16 Zellen. Die Sporen sind kugelig tetraedrisch, braun gefärbt und besitzen ein deutlich zellig strukturiertes Perispor. Dieser näheren Beschreibung von N. rufa schließen sich N. tomentosa und N. ferruginea unbedingt an (Fig. 3).

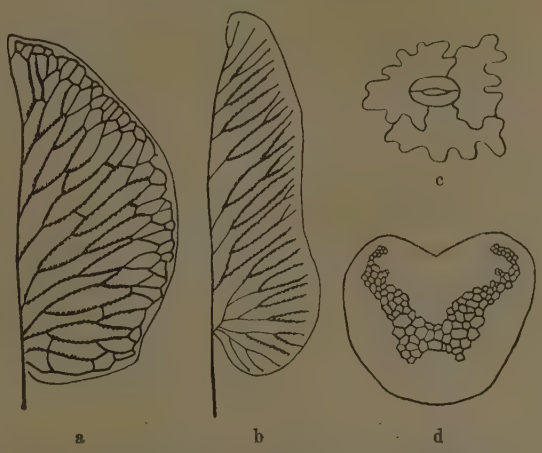


Fig. 3. Gymnopteris: a Gymnopteris vestita: Blattnervatur; b Gymnopteris tomentosa: Blattnervatur; c Spaltöffnung; d Leitbündel im Blattstiel.

Als asiatischer Typ sei hier kurz vergleichsweise N. vestita behandelt. Dieser Farn besitzt ein kriechendes Rhizom mit rundem Querschnitt. Der innere Bau gleicht dem von N. rufa. Die Schuppen zeigen ebenfalls übereinstimmenden Bau, nur fehlt bei N. vestita häufig der schwarze Streifen. Bei der asiatischen N. Delavayi ist er jedoch vorhanden. Der Blattstiel ist durchschnittlich 10—15 cm lang, die Blattspreite ist einfach gefiedert. Die Teilblättchen sind länglich-eiförmig. Die Nervatur ist im Gegensatz zu allen übrigen Formen (also auch zur asiatischen N. Delavayi) bei N. vestita am Rande geschlossen. Es werden 3—4 Maschenreihen

rechts und links der Mittelrippe ausgebildet. Die unteren Maschen sind langgestreckt, die am Rande liegenden mehr hexagonal und bedeutend kleiner. Es bleibt kein Zweifel, daß sich diese geschlossene Nervatur von der bei den übrigen Formen vorhandenen offenen ableitet. Auf Grund der Nervatur N. vestita, die in allen übrigen Punkten Übereinstimmung zeigt, von den anderen Arten zu trennen, ist überflüssig. Treten doch auch in anderen Gattungen geschlossene und offene Nervatur nebeneinander auf. An den Sporangien finden sich bei den asiatischen Formen meist 6 Stomiumzellen, 4 Epi- und 3—4 Hypostomiumzellen. Die Zahl der Stomiumzellen kann sehr variieren. Sie schwankt zwischen 4 und 8. Der Anulus besteht meist aus 25 Zellen. Die Zahl schwankt aber zwischen 20 und 35. Die Sporen sind kugelig tetraedrisch. Sie haben ein zellig strukturiertes Perispor.

Die Antwort auf die erst gestellte Frage ergibt sich nun ohne weiteres. N. rufa, N. tomentosa, N. ferruginea, N. vestita und N. Delavayi bilden, obwohl geographisch getrennt, eine Einheit. Die Scheidung in Gymnogrammeen und Neurogrammeen, wie sie Christ vornimmt, ist nicht berechtigt.

Nun zu Frage 2. Zunächst erschien es ziemlich schwierig, die auf zwei Weltteile zerstreuten Formen in nähere Beziehung zu anderen Gattungen zu bringen. Eben weil man nicht viel mit ihnen anzufangen wußte, hatte man sie wohl zu der heterogenen Gattung Neurogramme vereinigt, die aber als Ganzes auch in bezug auf ihren Anschluß unklar blieb. Wichtig war mir eine Anmerkung von Diels. Dieser schreibt: „Die Gattung Neurogramme bedarf namentlich hinsichtlich ihrer Beziehung zu Notochlaena näheren Studiums.“ Daß die zu Ceropteris und Coniogramme gestellten Neurogrammeen nichts mit Notochlaena zu tun haben, ist erwiesen. Anders ist die Lage in bezug auf die zuletzt untersuchten Neurogrammeen. Ich habe vergleichsweise Notochlaena Hookeri und N. eriophora und teilweise N. hirsuta untersucht. Rhizom und Schuppen der Notochlaenen gleichen denen von Neurogramme rufa. Bei Notochlaena eriophora tritt auch ein Bündel, das sich dann allerdings in zwei teilt, in den Blattstiel ein. Der Xylemteil ist ɜ-förmig gekrümmt. Am Rhizom und am Stiel sind rot-bräunliche Drüsenhaare ausgebildet. Die Nervatur ist offen gabelig. Bei Notochlaena eriophora findet sich auf der Blattober-, besonders aber auf der Unterseite Behaarung, die völlig mit der von Neurogramme rufa übereinstimmt. Die Spaltöffnungen der Notochlaenen sind wie die von Neurogramme rufa von mehreren Zellen umgeben. Bei Notochlaena Hookeri werden die langen Drüsenhaare der übrigen Arten durch wachsausscheidende Haare ersetzt. Weitgehende Übereinstimmung ergibt sich in bezug auf die Sporangien. Diese sind bei Notochlaena kurzgestielt. Sie besitzen 6—7 Stomiumzellen, daneben 4—5 Epi- und

2—3 Hypostomiumzellen. Bei Notochlaena hirsuta zählte ich 4 bis 6 Stomiumzellen, 3 Epi- und 2 Hypostomiumzellen, sowie 15—17 Anuluszellen. Als unterscheidend zwischen den Neurogrammeen und Notochlaena sei angeführt:

1. Die bei letzterer vorherrschende Beschränkung der Sporangien auf die Nervenenden.
2. Der bei ihr öfter auftretende Ersatz der langgestreckten Drüsenhaare durch Wachshaare oder Schuppen.
3. Die im Gegensatz zu Neurogramme bei Notochlaena vorherrschende stärkere Durchgliederung der Blattspreite.

Diese Unterschiede verbieten eine Einordnung der hier behandelten Neurogrammeen in Notochlaena. Die wesentlichen Übereinstimmungen im sonstigen Bau (besonders Sporangien, Schuppen usw.) lassen aber die nahen Beziehungen zu dieser Gattung außer allem Zweifel.

Was nun, um zu Frage 3 zu kommen, den Gattungsnamen dieser fünf Arten betrifft, so sei zunächst angegeben, daß Bernhardi 1799 die Gattung Gymnopteris auf Acrostichum rufum gegründet hat. Link benutzte, wie schon erwähnt, Neurogramme rufa = Acrostichum rufum mit als Vertreter der Gattung Neurogramme. In bezug auf Klarheit (besser Unklarheit!) der Definition hat keiner der beiden Gattungsnamen den Vorrang. So hat Christensen, wohl im Interesse des Alters, die bei Diels noch zu Neurogramme gestellten Arten: N. rufa, N. tomentosa, N. ferruginea, N. vestita und N. Delavayi, wie schon erwähnt, wieder unter Gymnopteris (Bernhardi) aufgezählt. Christensen fügt dabei obigen Formen noch einige andere bei, deren Zugehörigkeit noch zu prüfen ist. Für Gymnopteris pedata und G. Ehrenbergiana trifft diese Zugehörigkeit, wie nur kurzer Vergleich zeigte, zu. Glücklich ist wohl, wenn man die Schicksale beider Gattungen ansieht, weder die Stellung unter die Urdiagnose von Neurogramme noch unter die von Gymnopteris. Wenn man aber schon einen alten Namen beibehalten will, so wäre es, um erneuten Mißverständnissen vorzubeugen, erwünscht, ihm eine klare, einwandfreie Definition mit beizugeben. Meiner Ansicht nach läßt sich diese Definition auf Grund obiger Untersuchungsergebnisse für die handelten Arten wohl geben.

Im Anschluß an Gymnopteris sei nun auch Ceropteris triangularis behandelt. Ich habe diesen Farn vorn von den zur Ceropterisgruppe gehörigen Formen, in deren Verbindung ihn Christ und Diels noch bringen, getrennt, weil die Untersuchung ergab, daß es sich hier nicht um eine Gymnogrammee, sondern um eine dem Notochlaena-Cheilanteskomplex zuzurechnende Form handelt. Die Stellung zu Ceropteris haben

wohl lediglich die Wachshaare verursacht, die sich reichlich auf der Blattunterseite finden. Als übereinstimmend mit den Notochlaenen erwies sich zunächst der Rhizombau. Wir haben eine Siphonostele. Besonders beachtenswert erscheint mir dann das Auftreten von durchsichtigen, rötlichen Schuppen mit schwarzem Mittelstreifen und Drüsenanhängen am Rand. In den Blattstiel tritt wie bei Notochlaena eriophora ein Bündel ein. Dieses teilt sich dann auch wie dort an der Basis in zwei und verschmilzt im Blattstiel wieder zu einem. Drüsenhaare finden sich vereinzelt am Stiel. Die Blattspreite ist gleich der von Notochlaena Hookerie und Cheilanthes argentea dreickig, oben doppelt, an der Basis dreifach gefiedert. Die Nervatur ist offen gabelig. Die Nervenenden sind etwas angeschwollen. Die

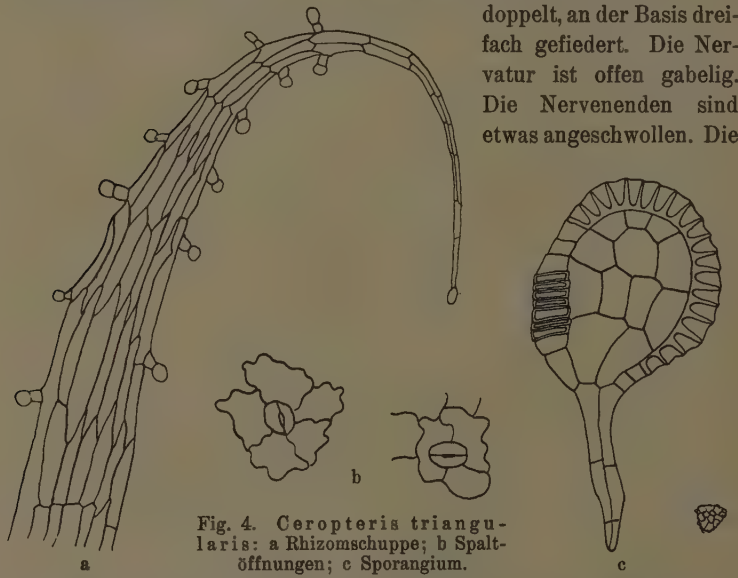


Fig. 4. Ceropteris triangularis: a Rhizomschuppe; b Spaltöffnungen; c Sporangium.

Epidermis der Blattunterseite ist dicht besetzt mit wachsausscheidenden Haaren. Daneben findet man reichlich Spaltöffnungen, die aber im Gegensatz zu den Ceropterisarten hier, wie bei Gymnopteris und Notochlaena, von mehreren Zellen umgeben sind. Die Nerven der Sekundärfiederchen sind entweder vollständig, oder aber nicht ganz bis zur Mittelrippe mit Sporangien besetzt. Eine Tatsache, die zunächst überrascht. Doch gibt Diels für Cheilanthes an: „Sori lineal an den verdickten Enden der Adern, rundlich, zuweilenvon dort sich länglich herabziehend. Zuletzt meist verschmelzend.“ Wir haben es danach hier nicht mit einem unbedingt trennenden Merkmal zu tun. Den besten Beweis der Zugehörigkeit zum

Notochlaena-Cheilantheskomplex scheinen mir aber die Sporangien zu liefern. Sie sind kurzgestielt und haben 6—8 Stomiumzellen. Hypo- und Epistomium werden von je drei Zellen gebildet. Die Zahlen können variieren. Der Anulus besteht vorherrschend aus 17 Zellen und hört schon ein kurzes Stück vor dem Stiel auf. Die Sporen sind kugelig tetraedrisch und haben ein deutliches Perispor (Fig. 4). Interessant scheint mir ferner noch, daß Ceropteris triangularis neben Notochlaena candida und N. Hookeri an felsigen Plätzen im Gebirge von Mittel- und Südamerika vorkommt. Ceropteris triangularis ist demnach ein dem Notochlaena-Cheilantheskomplex angehöriger Farn, der seinen Namen zu Unrecht trägt. Er ist in Zukunft als Notochlaena triangularis zu bezeichnen.

Id. Die Gattung Syngramme.

J. Smith hat diese Gattung unter folgender Diagnose begründet: „Veins forked, venules usually direct and parallel till near the margin, then anastomosing forming one or more marginal areoles. Sporangia medial. Sori linear, oblique, simple, forked or unequally reticulated, destitute of an indusium."

Syngramme alismaefolia kann als Typus der Gattung angesehen werden. Noch Christ zählt die von Smith als Syngramme bezeichnete und von anderen Autoren erweiterte Gattung zu den Neurogrammeen. Er stellt Neurogramme alismaefolia, N. cartilagidens und N. quinata neben N. rufa und N. tomentosa unter die oben aus den „Farnkräutern der Erde" zitierte Definition. Diels erkennt die Selbständigkeit der Gattung Syngramme Smith an und trennt die angeführten drei Arten von den Neurogrammeen ab.

Mir lagen zur Untersuchung sowohl Syngramme alismaefolia, S. cartilagidens und S. quinata, die Neurogrammeen Christs, als auch einige andere, teils von Smith, teils erst später zu Syngramme gestellte Formen, wie S. pinnata, S. lobiana und S. bornensis vor. Die beiden letzteren wurden nur kurz untersucht, und im wesentlichen Übereinstimmung mit den übrigen Formen festgestellt.

Meine Fragestellung war folgende: Sind Neurogramme alismaefolia, N. cartilagidens und N. quinata Glieder der Gattung Neurogramme, stehen sie anderen Neurogrammeen besonders nahe, oder lassen sie sich mit Recht zur selbständigen Gattung Syngramme vereinigen? Die Untersuchung ergab, daß das letztere der Fall war. Alle Syngrammeen bilden eine einheitliche Gattung mit charakteristischen Merkmalen.

Die Gattung Syngramme ist beheimatet in der Südsee und auf den Sundainseln, mit besonderer Bevorzugung von Borneo. Im Osten reicht ihr Verbreitungs-

gebiet nach Angaben von Diels bis zu den Fidjiinseln. Die Pflanzen besitzen ein dickes, kriechendes, annähernd radiäres Rhizom mit dichtem Borstenbesatz. Der runde Rhizomquerschnitt läßt im Innern die Anordnung des Leitgewebes in Form einer Siphonostele erkennen. Das Xylem wird auf beiden Seiten von einem schmalen Phloem eingerahmt. Die ganze Stele wird von einer Endodermis mit Casparystreifen umgeben. Die an die Rinde grenzende Außenwand der Endodermis ist schwach verdickt und mit schwarzem Farbstoff imprägniert. Das ganze Rindengewebe des Rhizoms besteht aus ziemlich kleinen, schwach verdickten Zellen mit braun oder schwarz imprägnierten Wänden. Nach dem Rande zu werden Verdickung und Imprägnation stärker. Die borstigen Haare, die an Stelle von Schuppen das Rhizom außen besetzen, ziehen sich nur vereinzelt am Blattstiel hoch. Sie sind an der Basis meist mit zwei langgestreckten Zellen angeheftet und verschmälern sich bald zu einer aus einfachen, langgestreckten Zellen bestehenden Reihe. Die Zellwände sind braun gefärbt. Diese charakteristischen Borsten stellen ein wesentliches, systematisches Merkmal dar, das allen Syngrammeen und ihnen nahestehenden Formen eigen ist. Nach Goebel werden die Formen, die nur Haare besitzen, im allgemeinen als primitiver betrachtet, als die, die Schuppen aufweisen. Vom Rhizom entspringen neben Borstenhaaren auch allseitig reichlich Wurzeln. Die das Rhizom durchziehende ursprünglich geschlossene Stammstele öffnet sich unter Bildung von Blattlücken. Sie entsendet ein ziemlich großes, mehr oder weniger hufeisenförmig gebogenes Leitbündel in jeden Blattstiel. Außerdem zweigen sich von der Stammstele Wurzelbündel ab. Das in den Blattstiel eintretende Bündel teilt sich meist sofort in zwei gleiche Teile, so daß zwei Bündel das Blatt durchziehen, die dann weiter oben wieder miteinander verschmelzen. (S. cartilagidens.) Bei Syngramme alismaefolia und S. quinata zerfällt die unten eintretende Stele meist in zwei größere seitliche und ein oder zwei mittlere Bündel, die alle durch einen 3-förmig gekrümmten Xylemteil und einen ziemlich dicken Phloemteil charakterisiert sind. Nach außen schließt an die Bündel eine aus größeren Zellen bestehende Endodermis an. Auf letztere folgen dann, wie im Rhizom, 2—3 Zellreihen, die aus kleinen, verdickten Zellen mit schwarz imprägnierten Wänden bestehen. Diese Zellreihen gehen allmählich in dünne Rindenzellen mit ebenfalls braun gefärbten Zellwänden über. Abgeschlossen wird die Rinde nach außen von einem ziemlich dicken Sklerenchymring. Die verdickten Zellwände sind mit Farbstoff imprägniert. An zwei Stellen ist der Ring deutlich von dünneren wahrscheinlich der Durchlüftung dienenden Zellreihen unterbrochen. Der Blattstiel ist recht verschieden lang. Bei S. cartilagidens, einer epiphytischen Form, kaum vorhanden, beträgt seine Länge bei S. alismaefolia häufig 50 cm. Bei S. pinnata und quinata, sowie bei S. lobiana und S. bornensis trifft man Stiellängen zwischen 10—50 cm an. Die Blattspreite ist teils einfach (S. alismaefolia, S. cartilagidens, S. lobiana und S. bornensis), teils handförmig geteilt (S. quinata) und schließlich bei S. pinnata einfach gefiedert. Es besteht kein Dimorphismus. Die Blattextur ist teils dünn, teils halbledrig. Die Nervatur ist, wie schon der Name „Syngramme" angibt, am Rande geschlossen. Es kommt unter den einzelnen Arten dabei zu verschiedener Ausbildung von Maschen (Fig. 5). Bei Syngramme cartilagidens findet sich rechts und links der Mittelrippe nur je eine aus langgestreckten Maschen bestehende Reihe. Bei Syngramme alismaefolia und S. quinata tritt zu der bei S. cartilagidens vorhandenen Reihe noch eine zweite aus hexagonalen, kleinen Maschen bestehende hinzu. Syngramme

pinnata endlich weist 3—4 Maschenreihen rechts und links der Rippe auf. Die große Anzahl ist hier hervorgegangen durch wiederholte Unterteilung der sonst vorhandenen langgestreckten Maschen. Die Epidermis der Blattoberseite ist schwach

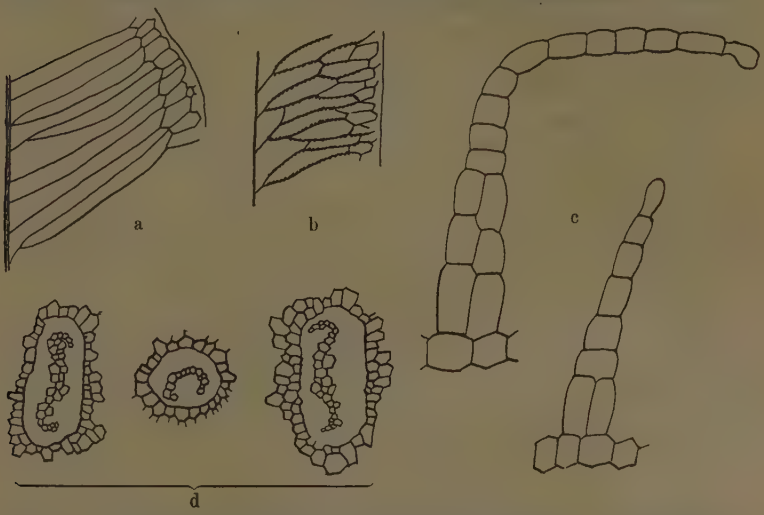


Fig. 5. Syngramme: a Syngramme alismaefolia: Blattnervatur; b Syngramme pinnata; c Borstenhaar des Rhizoms von Syngramme alismaefolia; d Leitbündel im Blattstiel von Syngramme alismaefolia.

verdickt und ziemlich gewellt. Spaltöffnungen und Haare fehlen. Die Blattunterseite zeigt ebenfalls eine gewellte Epidermis mit reichlicher Anzahl von Spaltöffnungen mit einer Vorzelle. Die Seitennerven sind von der Mittelrippe bis fast ganz zum Rand dicht mit Sporangien besetzt. Bei S. pinnata war diese lineare Ausdehnung der Sori teilweise unterbrochen. Neben kurzen Linienteilstücken traten hier auch richtige runde Sori auf. Die Sporangien der Syngrammeen sind rund und dick. Ihr Stiel ist kurz und weist mit Ausnahme von S. quinata Besatz mit langgestreckten Drüsenhaaren auf. Meist sitzen sie in Mehrzal am Sporangiumstiel (Fig. 6). Bei S. quinata haben wir es bei der sonst so guten Übereinstimmung sicherlich mit einer Rückbildung zu tun. Ich habe hier Drüsenhaare trotz Angabe von Diels nicht finden können. Man kann diese Drüsenhaare für die Syngrammeen und für die ihnen nahestehenden Formen als sehr charakteristisch ansehen. Das Stomium der Sporangien kann von 2—4 langgestreckten, schmalen, immer an Braunfärbung der Wände kenntlichen Zellen gebildet werden. Epi- und Hypostomium bestehen aus 2 oder 3 Zellen. Die Zahl der Anuluszellen schwankt zwischen 15—20. Meist sind es 17 oder 18 Zellen. Die Sporen sind tetraedrisch und haben ein Perispor. Sie fallen unter Dunzingers Typ 1.

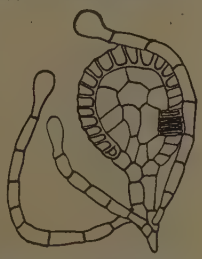


Fig. 6. Sporangium mit Drüsenhaaren von Syngramme pinnata.

Nachdem die unbedingte Einheitlichkeit der Syngrammeen erkannt war, galt es ihre Beziehung zu anderen Gattungen festzulegen. Nach den vorangegangenen Tatsachen bleibt wohl kaum ein Zweifel, daß die Gattung den Gymnogrammeen nahesteht. Das einfache Stelensystem, sowie Anordnung und Ausbildung der kurzgestielten Sporangien und tetraedrischen Sporen scheinen mir deutlich darauf hinzuweisen.

Als den Syngrammeen äußerst nahestehend möchte ich noch die Gattung Pterozonium erwähnen, die in allen wesentlichen Merkmalen Übereinstimmung zeigt. Pterozonium hat aber im Gegensatz zu Syngramme keine geschlossene, sondern eine offengabelige Nervatur. Eng an diese beiden Gattungen scheint sich nach meiner Ansicht auch die später behandelte Gattung Aspleniopsis anzuschließen.

Phylogenetisch kann man diese drei eng zusammengehörenden Gattungen als einen in sich geschlossenen, wie die Borstenhaare zeigen, wahrscheinlich früh abgesonderten Seitenzweig der großen Gattung Gymnogramme ansehen. Es gelangen mit dieser Erkenntnis auch jene älteren Forscher wie Hooker, die alle Neurogrammeen zu Gymnogramme stellten, zum Teil zu ihrem Recht.

Zusammenfassung.

Die Gattung Neurogramme ist in Zukunft nicht mehr aufrechtzuerhalten. Die ihr bisher zugeteilten Formen sind auf Grund meiner Untersuchung zu mehreren anderen Gattungen zu stellen.

Neurogramme tartarea, N. calomelanos und N. peruviana sind Gymnogrammeen, die sich auf Grund ihrer Wachshaare mit Recht in die von Link aufgestellte Gattung Ceropteris einordnen.

Neurogramme scandens erwies sich als typische Gymnogrammee.

Neurogramme fraxinea ist zur Gattung Coniogramme zu stellen, die ebenfalls zum Gymnogrammekomplex gehört.

Neurogramme rufa, N. tomentosa, N. ferruginea, N. vestita und N. Delavayi sind die einzigen Formen, die unter dem Namen Neurogramme meiner Untersuchung nach hätten verbleiben können. Christensen zieht jedoch wohl auf Grund des Alters eine Unterordnung dieser Farne unter den Namen Gymnopteris vor. Alle fünf Arten stehen verwandtschaftlich Notochlaena nahe.

Neurogramme triangularis ist dem Notochlaena-Cheilantheskomplex einzuschließen.

Neurogramme alismaefolia, N. cartilagidens und N. quinata bilden mit noch anderen Formen die Gattung Syngramme, ein Seitenast der Gymnogrammeen.

II. Abschnitt: **Die Gattung Aspleniopsis.**

Diese Gattung hat Mettenius zum Autor. Sie enthält nach bisherigen, oft unsicheren Angaben zu schließen, nur eine neukaledonische Art: Aspleniopsis decipiens. Wir haben es hier mit einer der kaledonischen Sonderformen zu tun, die man vergeblich in andere Gattungen einzuordnen suchte. Christ schreibt bezüglich dieser Form: „Mimikry eines kleinen Asplenium. Zwischen Asplenium heterocarpum und A. maximum vielleicht als insular flektierte Form zu Asplenium gehörig."

Diels bezeichnet sie ebenfalls als exindusiates Asplenium und ordnet sie unter die Cheilantheen in die Nähe von Notochlaena ein.

Mir stand zur Untersuchung Aspleniopsis decipiens zur Verfügung. Die kleine Pflanze besitzt ein kriechendes, etwas schräg ansteigendes, dünnes Rhizom an dem gebüschelt allseitig die Blattstiele und Wurzeln entspringen. Der Querschnitt ist rund und läßt in der Mitte eine Siphonostele mit dickem Xylem- und Phloemteil erkennen. Umgeben wird die Stele von einer kleinen Endodermis mit deutlichem Casparystreifen. Die darauffolgende Rinde ist parenchymatisch. Die Zellwände sind braun gefärbt. Zu erwähnen ist noch, daß sich in dem von der Siphonostele umschlossenen Gewebe in der Mitte einige kleinere Zellen mit verdickten, stark imprägnierten Wänden finden. Nach außen ist kein Sklerenchymmantel als Abschluß vorhanden. Das Rhizom ist allseitig nicht mit Schuppen, sondern mit borstigen Haaren, die denen von Syngramme gleichen, besetzt. Es sind diese Haare meist an der Basis mit zwei, seltener auch drei Zellen befestigt. Diese gehen nach oben sehr bald in eine aus langgestreckten Zellen bestehende, einfache Zellreihe über, die mit einem Drüsenkopf abschließt. Die Zellwände sind dünn und meist braun, teilweise auch ganz schwarz imprägniert. Die Siphonostele des Rhizoms gibt ein foliares Bündel an den Blattstiel ab, das sich aber sofort an der Blattstielbasis in zwei im Stiel getrennt verlaufende Bündel teilt. Bei beiden ist der Xylemteil schwach ʒ-förmig gekrümmt. Beide werden von einer Endodermis mit Casparystreifen umgeben. In dem zwischen den Bündeln liegenden Gewebe treten wieder kleinere verdickte, schwarz imprägnierte Zellen auf. Die Rindenzellen sind dünn und etwas braun gefärbt. Die ganze Rinde ist sehr schmal. Auch hier findet sich kein Sklerenchymmantel. Die äußersten Rindenzellen sind etwas dunkler imprägniert, weisen aber kaum Verdickung auf. Die Länge des Blattstiels beträgt bei den mir vorliegenden Exemplaren durchschnittlich 15—20 cm. Der Stiel ist dunkelbraun gefärbt. Die Blattspreite hat eine durchschnittliche Länge von

15—20 cm. Sie ist einfach gefiedert. Die einzelnen Fiederchen sind wiederum fiederschnittig. Eine wiederholte Fiederung, wie sie Diels angibt, habe ich nicht beobachten können. Ebenso erscheint mir nach meinen vorliegenden Exemplaren eine besondere Förderung der unteren Fiederchen nicht so sehr bemerkenswert. Die Fiederblättchen sind äußerst kurz gestielt. Die Nervatur ist einfach, offen gabelig. Die Sori sind durchschnittlich langgestreckt, oval. Ich habe sie aber auch in typisch runder Ausbildung gefunden. Sie sitzen an den von der Mittelrippe abgezweigten seitlichen Gabelästen der Primärfiederchen, und zwar besetzen sie vorherrschend nur einen der Gabeläste. Ein Indusium ist nicht vorhanden. Die Epidermis der Blattoberseite ist gewellt. Haare

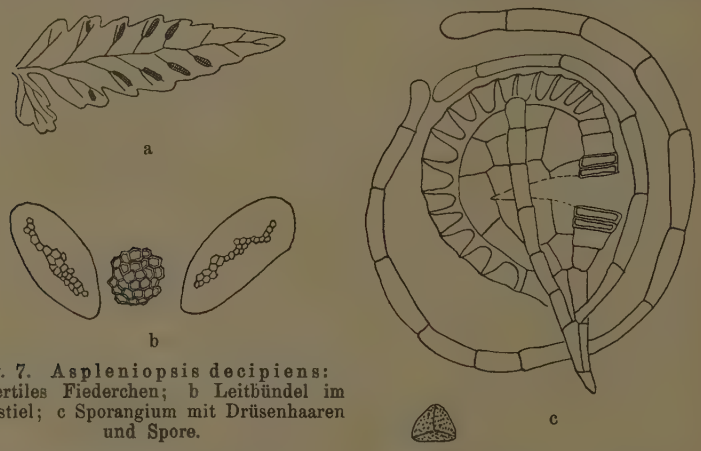


Fig. 7. Aspleniopsis decipiens: a Fertiles Fiederchen; b Leitbündel im Blattstiel; c Sporangium mit Drüsenhaaren und Spore.

und Spaltöffnung treten nicht auf. Letztere sind dagegen reichlich auf der Blattunterseite da. Sie werden von einer Vorderzelle umgeben. An den nicht sehr langen Stielen der Sporangien sitzen meist mehrere lange Drüsenhaare mit dickem Drüsenkopf am Ende. Die Stomiumregion des Sporangiums wird gebildet von 2, seltener 3—4 Stomium-, 2—3 Epi- und 2—3 Hypostomiumzellen. Die Zahl der Anuluszellen beträgt 19—22. Die Sporen sind tetraedrisch. Ein schwach ausgebildetes Perispor ist vorhanden (Fig. 7).

Nach dem, was die Untersuchung ergab, möchte ich Aspleniopsis nicht als Aspleniacee betrachten. Es fehlt ihr dazu neben anderen Merkmalen (z. B. hohe Anuluszellenzahl) besonders die für Asplenium typische Sorusausbildung. Schon Copeland vermutet Beziehungen der Gattung Aspleniopsis zu Syngramme. Meiner Ansicht nach kann man nach obigen

Ergebnissen diese Beziehungen als erwiesen ansehen. Für Verwandtschaft zwischen beiden Gattungen spricht zunächst die Übereinstimmung in der Ausbildung von Borstenhaaren an Stelle von Schuppen. Es ähneln sich diese Borstenhaare bei beiden Gattungen ganz auffällig. Sowohl bei Syngramme als auch bei Aspleniopsis finden sich dann meist mehrere, bei beiden Gattungen gleich ausgebildete Drüsenhaare am Sporangienstiel. Der Bau der Sporangien und Sporen, ebenso der des Rhizoms und des Blattstiels stimmen auch wesentlich überein. Als unterscheidend ist anzusehen:

1. Die bei Aspleniopsis offene, bei Syngramme geschlossene Nervatur. Letztere ist jedoch bei Syngramme cartilagidens noch recht einfach ausgebildet.
2. Der bei Syngramme im allgemeinen reichlichere Besatz aller Gabeläste mit Sporangien (es kommen aber auch bei Syngramme Einzelsori vor).
3. Die bei Aspleniopsis reichere Blattgliederung.

Es verbieten diese Unterschiede, beide Gattungen zu vereinigen. Die Gattung Aspleniopsis ist als neukaledonische Sonderentwicklung, die den Syngrammeen noch am nächsten steht, aufrechtzuerhalten.

III. Abschnitt: **Die Gattung Trismeria.**

Die Gattung Trismeria ist von Fée aufgestellt worden. Der Autor macht zu ihrer Diagnose folgende Bemerkung: „Elles présentent un caractère unique parmi les polypodiacées celui d'avoir des pinnules pinnées réduite à deux ou trois frondules, ce qui les fait paraître trifolées surtout vers le haut de la fronde." Zu dieser Bemerkung sei zunächst hervorgehoben, daß unter der Gattung Pellaea denen von Trismeria ganz ähnlich ausgebildete Blätter anzutreffen sind (z. B. Pellaea dura). Wie weit die Gattung im übrigen berechtigt ist, wo sie ihren Anschluß findet, sei nach den hier kurz angegebenen Untersuchungsergebnissen erörtert.

Es wurde Trismeria trifoliata geprüft. Das einfach gebaute Rhizom weist im Inneren eine Siphonostele auf. Charakteristisch sind die in dem von der Stele umschlossenen Gewebe in der Mitte sich findenden kleinen, verdickten, stark schwarz imprägnierten Zellen, die einen dunklen Kern bilden. Auch nach außen folgen auf die ziemlich schmale Rinde mehrere Reihen kleinerer Zellen, die verdickt und schwarz imprägniert sind. Dabei ist die Verdickung der einzelnen Zellen nur gering. Die das Rhizom allseitig dicht besetzenden Schuppen sind typisch gymnogrammemäßig ausgebildet. Sie sind an der Basis angeheftet, ihre Zellwände sind unverdickt. In dem Blattstiel trifft man ein gekrümmtes Leitbündel an. Bei nicht sehr dick werdenden Stielen bleibt es allein erhalten. In älteren Blattstielen verlaufen in der Mitte zwei hakenförmig aufeinander zugekrümmte Stelen. Die Rinde ist

parenchymatisch, ihre Zellwände sind braun gefärbt. Nach außen zu wird sie von kleinen, verdickten Zellen abgeschlossen. Es ziehen sich am Stiel Schuppen ziemlich weit herauf. Die Blattspreite ist an der Spitze einfach gefiedert, etwas mehr gegen die Mitte zu, und besonders an der Basis gliedern die Fiederchen I noch ein oder zwei Seitenfiederchen ab, die oft die Länge der Hauptfieder erreichen. Die einzelnen Fiederchen sind ziemlich langgestreckt und schmal. Die Epidermis der Blattoberseite ist schwach gewellt. Haare und Spaltöffnungen sind nicht vorhanden. Die Nervatur ist einfach gabelig. Die Nervenenden sind zu Hydathoden angeschwollen. Die einzelnen Nerven stehen sich sehr eng benachbart. Sie werden dicht mit Sporangien überzogen, so daß es oft den Anschein erweckt, als säßen letztere auch auf der Fläche. Das ist jedoch nie der Fall. Zwischen den Sporangien treten auf der Blattunterseite Wachshaare auf. Sie bedecken infolge der erwähnten geringen Zwischenräume die ganze Blattunterseite mit einem gelblichen Überzug (Fig. 8). Am Auftreten dieser Gelbfärbung läßt sich sofort der Beginn der Sporangienbildung feststellen. Am sterilen Blatt fehlt jegliche Behaarung. Es ist infolgedessen viel dünner und durchsichtiger als das fertile. Bei beiden treten in der Epidermis der Unterseite Spaltöffnungen mit einer Vorzelle auf. Die Sporangien sind außerordentlich kurz gestielt. 2—3 Stomiumzellen, 2 Epi- und 2 bis 3 Hypostomiumzellen sind vorhanden. Der Anulus wird meist von 20 Zellen gebildet. Die Sporen sind tetraedrisch, dunkelbraun und mit deutlichem Perispor versehen. Ein Kiel, wie ihn Ceropteris hat, ist nicht vorhanden.

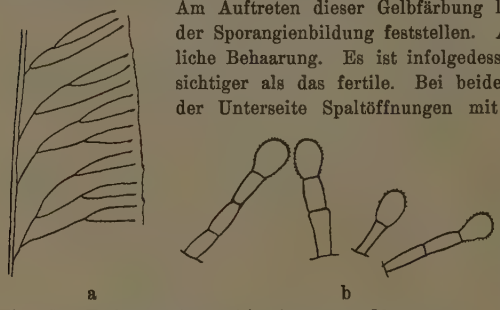


Fig. 8. Trismeria trifoliata: a Blattnervatur; b Wachshaare des fertilen Blattes.

Die Gattung Trismeria ist wohl am besten an die Gattung Coniogramme anzuschließen und hier besonders in die Nähe von Coniogramme fraxinea zu bringen. Letztere weist auch Förderung und teilweise Doppelfiederung der Basalfiedern auf. Auch die Nervatur, die Sori, die Sporangien und Sporen, sowie der anatomische Bau stimmen gut überein. Unterscheidend wären im wesentlichen, neben Unterschieden in Breite und Größe der Fiedern, nur die bei Trismeria auftretenden Wachshaare. Bei Coniogramme fraxinea treten an Stelle von Wachshaaren zwischen den Sporangien langgestreckte, einfache Drüsenhaare auf.

Ich habe die Gattung Ceropteris, die ja Wachshaare besitzt, als Anschlußgattung auf Grund ihrer viel weiter zerteilten und anders ausgebildeten Blattspreite und damit verbundenen Änderungen in der Anordnung der Nervatur und der Sori, sowie auf Grund der etwas anders ausgebildeten Spore, hier ausgeschieden. Coniogramme, Trismeria und Ceropteris sind eben Gymnogrammeen und haben als solche erklärlicherweise mehrere Male gemeinsam.

IV. Abschnitt: **Die Gattung Selliguea.**

Als Hauptmerkmal der Gattung Selliguea können neben anderen weniger wesentlichen, die über die ganze Länge der Nerven sich erstreckenden dicken, linearen Sori angesehen werden. Im Jahre 1827, als Bory die Gattung aufstellte, ahnte er wohl noch nicht, welchen Umfang sie einst erreichen sollte. Es macht der Autor zur Diagnose folgende Anmerkung: „Nous n'en connaissons qu'une expèce que nous avons depuis verifié d'être de Java." Dieser alleinige Vertreter ist Selliguea Féei, die deshalb als Grundtypus der Gattung aufgefaßt werden kann. Heute zählt man zu Selliguea mehrere Arten. Der größte Teil davon stand mir im Münchner Herbar zur Verfügung. Die Untersuchung ergab zuerst, daß die vorliegenden Arten sich deutlich in drei Gruppen trennen ließen.

Es gehören zu Gruppe 1: Selliguea Féei, S. heterocarpa, S. caudiformis und S. lanceola.

Zu Gruppe 2: S. hemionitidea, S. makrophylla, S. campyloneuroides, S. Wrightii, S. pedunculata, S. Cavalieri.

Zu Gruppe 3: S. elliptica, S. flexiloba, S. digitata, S. triphylla.

Es müssen hier des Anschlusses wegen die einzelnen Gruppen etwas ausführlicher behandelt werden.

Gruppe 1: Selliguea Féei.

Die mir von diesem Farn vorliegenden Exemplare stammten teils aus der Gegend um Kalkutta, teils aus Java. Sie sind zunächst gekennzeichnet durch ein ziemlich dünnes, kriechendes, radiäres Rhizom. Dieses ist auf seiner Oberfläche dicht mit Schuppen bedeckt. Allseitig gehen reichlich Wurzeln von ihm ab. Der runde Rhizomquerschnitt zeigt im Inneren eine Dictyostele. An einem älteren Rhizomstück zählte ich einmal vier größere und vier kleinere Teilstelen. Ein anderes Mal fand ich sieben etwa gleich große Leitbündel vor. Die jede Teilstele umgebende ziemlich großzellige Endodermis ist an ihrer Außenwand etwas verdickt. Eine schwarze Bündelscheide tritt aber nicht auf. Dafür finden sich im übrigen Gewebe des Rhizoms reichlich schwarze Nester. Nach dem Bleichen ergab sich, daß es sich hier um Zellgruppen verschiedener Größe handelt, deren Zellen schwarzen Inhalt führen und stark verdickte Wände haben. Die das Rhizom besetzenden Schuppen sind an der Basis schildförmig angeheftet. Die Schuppenwände sind braun imprägniert und dünn. Einige breite Schuppen sitzen auch an der Basis des Blattstiels. Ein Sklerenchymmantel um das Rhizom fehlt. Etwa in der Mitte des Blattstiels trifft man auf dem Querschnitt zwei

größere und ein kleineres Leitbündel an. Der Xylemteil der beiden größeren ist 3-förmig gebogen. Das kleinere enthält nur wenige Tracheiden. Jedes Bündel wird von einer Endodermis mit Casparystreifen umgeben. Die auf die Endodermis folgende Schicht besteht aus großen Zellen mit stark verdickten Wänden, die von dem in der Zelle enthaltenen schwarzen Inhalt ganz dunkel gefärbt sind. Das Rindengewebe ist dünn parenchymatisch. Schwarze Nester sind in der Stielmitte nicht mehr anzutreffen. Die äußersten Zellen eines den Stiel umgebenden dicken Sklerenchymmantels weisen außerordentlich starke Verdickung und Imprägnation auf. Aus dünnen Zellen bestehende, den Verdickungsmantel an einzelnen Stellen durchbrechende Zellstreifen sind vorhanden. Der Blattstiel ist auf der Unterseite abgeflacht. Seine Länge beträgt durchschnittlich 15 cm. Die Blattspreiten sind einfach langgestreckt elliptisch und mit mehr oder weniger breiter Basis versehen. Die fertilen Blätter sind etwas schmaler und länger als die sterilen. Beide lassen sich gut unterscheiden. Die Nervatur des Blattes ist eine geschlossene. Rechts und links der Hauptnerven finden sich 3—5 Maschenreihen. Die geschlossenen Maschen haben in ihrem Inneren reichlich freie Nervenendigungen eingeschlossen. Die Epidermis der Blattoberseite ist gewellt. Vereinzelt treten 2—3zellige Drüsenhaare auf. Sie finden sich etwas reichlicher auf der Blattunterseite. Zwischen den Sporangien treten immer Drüsenhaare auf. Die indusienlosen Sori bilden langgestreckte Linien, jeweils eine zwischen zwei stärker hervortretenden Sekundärnerven. Die Soruslinien folgen in ihrem Verlauf dem Nerv. Es handelt sich hier um Coenosori, die sich aus Formen mit Einzelsoris herausentwickelt haben müssen. Als beweisend dafür erschienen mir die neben den Linien- noch teilweise auftretenden Einzelsori. Ich konnte bei Polypodium Féei die Fruktifikation im Münchner Gewächshaus verfolgen und daran feststellen:

1. Dort, wo vollständige Coenosori ausgebildet werden, wird die ganze Linie ungefähr gleichzeitig angelegt.
2. An der Basis des von mir untersuchten Blattes traten, neben sonst linienförmiger Ausbildung, Einzelsori auf. Diese blieben als solche erhalten. Ein Zusammenschmelzen zu einer Linie trat nicht ein.

Auch bei anderen Selligueen kommen solche Einzelsori neben Coenosoris vor (s. Zeichnung). Die Sporangien sind langgestielt. 2 Stomium-, 3 Epi- und 3—4 Hypostomiumzellen sind vorhanden. Der Anulus besteht aus 14 Zellen. Die dunkelbrauen Sporen sind dorsiventral und haben ein deutliches Perispor (Fig. 9).

Selliguea heterocarpa ist Selliguea Féei gegenüber hauptsächlich durch auffallend schmale, lanzettliche Schuppen ausgezeichnet, deren mittlere langgestreckte Zellen außerdem häufig dunkel imprägniert sind. Es wurde hier nun, da es bei Selliguea Féei infolge ungenügenden Materials nicht möglich war, auch der Leitbündelverlauf vom Rhizom aus etwas näher verfolgt. Es treten in den Blattstiel unten mehrere (9—10) hufeisenförmig angeordnete Teilstelen ein. Sie haben vorerst noch keine Scheide. Dafür finden sich noch schwarze Nester im Stielgewebe verstreut vor. Weiter nach oben verschmelzen mehrere Bündel miteinander, so daß man kurz oberhalb der Basis nur noch vier, etwas weiter oben nur noch drei an-

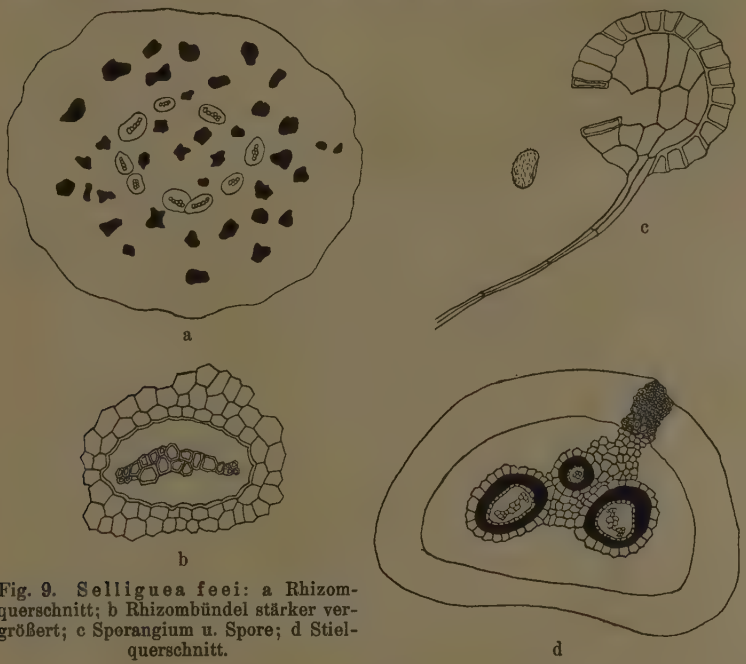


Fig. 9. Selliguea feei: a Rhizomquerschnitt; b Rhizombündel stärker vergrößert; c Sporangium u. Spore; d Stielquerschnitt.

trifft. Es bildet sich allmählich eine schwarze Scheide um die Bündel aus. In Beziehung damit verschwinden dann die schwarzen Nester. Im übrigen gleicht der Bau dem von S. Féei.

Selliguea caudiformis schließt sich den beiden übrigen Formen sehr gut an. Als Unterschied neben dem etwas stärker hervortretenden Dimorphismus der Blätter ist das Fehlen der Nester im Rhizom zu betrachten. Es haben aber dafür die 8 bis 10 Rhizombündel schon eine schwarze Scheide. Wie schon erwähnt, können sich Nester und Scheiden sehr gut ersetzen, so daß dieser Unterschied nicht wesentlich ist. Die Schuppen gleichen denen von S. Féei, sind nur durchschnittlich etwas schmäler. In den Blattstiel treten unten mehrere Bündel ein. Verschiedene Male zählte ich fünf.

Selliguea lanceola zeichnet sich durch sehr breite Schuppen aus. Die Blätter sind schmal und langgestreckt.

Das Rhizom zeigt bei allen vier Formen, besonders aber bei S. caudiformis und S. lanceola, häufig Kalküberzug.

Als wesentlich diese Gruppe den beiden anderen gegenüber charakterisierend sind neben kleinen anatomischen Unterschieden, die sich noch aus dem Text ergeben, besonders die dünnen, schildförmigen Schuppen anzusehen. Von Gruppe 3 unterscheidet sich Gruppe 1 außerdem durch die einfache Blattgestaltung.

Gruppe 2: Selliguea hemionitidea.

Wir haben es hier mit einer Form zu tun, die ursprünglich von Presl als Colysis isoliert worden ist, und die man später zu Selliguea gestellt hat. Ich erwähne diesen Farn am Anfang der zweiten Gruppe, da er unter den hier behandelten Formen wohl noch die meisten Einzelsori hat. Ganze Linien trifft man selten an. Häufig sind nur 1—2 Sori miteinander verschmolzen. Die Sporangien sind langgestielt, 2 Stomium-, 3 Epi- und 3 Hypostomiumzellen, sowie 14 Anuluszellen treten auf. Zwischen den Sporangien kommen vereinzelt Drüsenhaare vor. Auf der Blattunterseite finden sich in gewellter Epidermis Spaltöffnungen mit einer Vorzelle. Die Nervatur gleicht völlig der von Gruppe 1. Hydathoden sind vorhanden. Die Blattspreitenlänge beträgt bei einem sterilen und fertilen Blatt durchschnittlich 42 cm. Die größte Breite des fertilen Blattes mißt $5\,^1/_2$, die des sterilen 7 cm. Die Spreite läuft flügelartig, sich immermehr verschmälernd, ziemlich weit am Stiel herab. Letzterer ist dunkelbraun gefärbt und auf der Unterseite etwas abgeflacht. Seine Länge beträgt bei einem größeren Blatt etwa 20 cm. An der Basis des Blattstiels findet man vorwiegend sechs verschieden große, schwarz umscheidete Bündel. Nester sind nicht vorhanden, es ist auch ein deutlicher Sklerenchymring noch nicht ausgebildet. Er entwickelt sich erst weiter oberhalb der Basis. Etwa in der Mitte des Blattstiels trifft man vier Bündel an, die dann in der Blattspreite zu einem verschmelzen. Das Rhizom ist dünn und kriechend. Sein runder Querschnitt zeigt bis zu zehn in einem oft etwas exzentrischen Kreis angeordnete Leitbündel. Diese haben teils dünne Scheiden, teils überhaupt keine. Schwarze, aber nicht sehr dicke Nester sind vorhanden. Die Wände der Nesterzellen sind nur teilweise verdickt. Schuppen sitzen außen am Rhizom sehr reichlich an. Sie sind schildförmig angeheftet, unten etwas breiter, nach oben sich verschmälernd. Ihre Wände sind deutlich verdickt. Es handelt sich also hier im Gegen-

satz zu Gruppe 1 um klathrate Schuppen. Der Schuppenrand ist zackenförmig ausgezogen. Beheimatet ist Selliguea hemionitidea in Indien.

Selliguea makrophylla schließt sich eng an S. hemionitidea an. Auch bei dieser Art herrschen an vielen Exemplaren Einzelsori vor. Die Heimat dieser Pflanze sind die malaiische Halbinsel und die Sundainseln, hier besonders Borneo. Am Rhizom sind reichlich klathrate, schildförmig angeheftete Schuppen da, deren Rand zackenförmig ausgebildet ist. In den kaum oder nur kurz ausgebildeten Blattstiel treten fünf schwarz umscheidete Bündel ein, die nach oben zu allmählich zu einem verschmelzen. Das ganze Blatt hatte bei dem mir vorliegenden Exemplar eine durchnittliche Länge von 35 cm. Seine größte Breite betrug 4 cm. Scharf ausgeprägter Dimorphismus ist nicht vorhanden. Die Ausbildung der Nervatur, der Blattspreite, der Sori und der Sporangien unterscheidet sich nicht wesentlich von der bei S. hemionitidea. Zwischen den Sporangien finden sich langgestreckte, meist fünfzellige Drüsenhaare.

Selliguea campyloneuroides. Kalkutta und die malaiische Halbinsel sind die Heimat dieser sehr gut hierher gehörigen Form. Bis auf den etwas mehr ovalen Rhizomquerschnitt schließt sie sich betreffs der Schuppen und des Rhizombaues nahe an S. makrophylla an. Ein von der Spreite abgesetzter Blattstiel ist teils vorhanden, teils fehlt er. An der Stielbasis trifft man fünf dickumscheidete Bündel an. Diese können genau so wie bei S. makrophylla häufig noch ein sechstes abschnüren. Schwarze Nester sind an der Stielbasis noch vorhanden, verschwinden dann aber weiter oben. Die Blattspreite endet in eine ziemlich lange Träufelspitze. Mehr oder weniger gut ausgebildete Träufelspitzen kommen übrigens bei allen hier erwähnten Formen vor.

Selliguea Wrightii ist eine S. campyloneuroides besonders verwandte Form, die auf Formosa beheimatet ist. Der ovale Rhizomquerschnitt zeigt im Kreis angeordnet vorherrschend 6—8 Bündel. Diese haben alle einen stark verdickten Xylemteil und dünnes, hier mit braungefärbten Wänden versehenes Phloem. Die Sori bilden meist geschlossene Linien. Einzelsorien trifft man sehr selten an.

Selliguea pedunculata. Diese sowie die nächstfolgende Form sind in China beheimatet und schließen sich deshalb wohl nicht ganz so eng an das vorhergehende Glied dieser Gruppe an, wie dies sonst der Fall war. Es bleibt aber trotzdem kein Zweifel, daß sie zu dieser Gruppe gehören. Die Sori von S. pedunculata bilden langgestreckte Linien. Einzelsorie kommen sehr selten vor. Die Blattspreiten des fertilen und sterilen Blattes sind deutlich dimorph. Die sterilen Blätter sind kürzer gestielt und breiter als die fertilen. Ganz dicht an der Blattbasis findet man zwei größere und vier kleinere dick umscheidete Bündel. Schwarze Nester sind noch häufig da. Weiter oben verschwinden sie. Am Rhizom sitzen einseitig, nicht allzu dicht, ziemlich weit unten angeheftete klathrate Schuppen. Der Rhizomquerschnitt ist oval. Sehr dem Rande genähert, finden sich im Innern 10—15 in einer Ellipse angeordnete große Leitbündel. Sie haben alle eine schwache Scheide, die ja bei den meisten Formen dieser Gruppe da ist, außerdem treten Nester auf.

Selliguea Cavalieri ist ein kleiner chinesischer Farn. Im Rhizominnern traf ich fünf oder sechs kreisförmig angeordnete, verschieden große Bündel an. Im Blattstiel verlaufen drei schwarz umscheidete Bündel. Die Blätter sind deutlich dimorph. Am sterilen Blatt betrug die Stiellänge 15 cm, die Spreitenlänge 19 und die Spreitenbreite 2,2 cm. Der Stiel des fertilen Blattes war nur 12 cm lang. Die

Spreite war 15 cm lang und 0,8 cm breit. Auffällig ist, daß das sterile Blatt häufig Auswüchse aufweist, die als Anfänge einer Fiederung angesehen werden können. Die Sori sind vorherrschend geschlossen linear ausgebildet.

Zusammenfassend sei betont, daß als charakteristisches Merkmal der gut zusammengehörenden zweiten Gruppe die klathraten Schuppen angesehen worden sind. Als besonders bemerkenswert erscheint mir, daß man in dieser Gruppe den Übergang von Einzelsoris zu Coenosoris deutlich verfolgen kann. Wichtig sind auch die bei S. Cavalieri am sterilen Blatt auftretenden, auf Fiederung hinweisenden Auswüchse.

Gruppe 3:

Es steht diese Gruppe der vorherigen außerordentlich nahe, so daß ihre Abtrennung lediglich auf ein ganz äußerliches Merkmal gegründet ist. Ich habe diese Abtrennung aus Gründen, die bei der Frage nach dem Anschluß der Gattung Selliguea erörtert werden sollen,

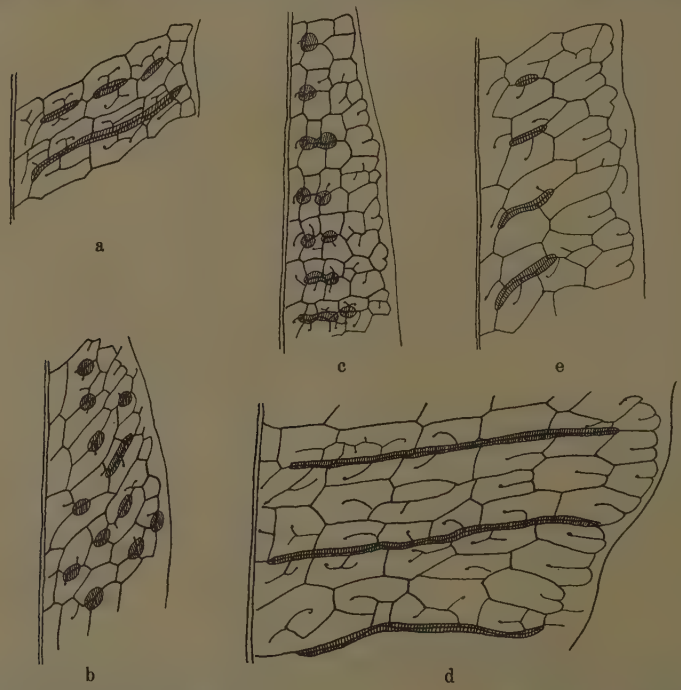


Fig. 10. Selliguea: Blattnervatur und Coenosori. a u. b Selliguea macrosphaera; c Selliguea hemionitidea; d Selliguea Wrightii; e Selliguea elliptica. Bei a u. b ist der Zusammenfluß der Sori gut zu sehen.

hier dennoch vollzogen. Die zur Gruppe 3 gehörigen Formen sind wie bei Gruppe 2 mit klathraten, schildförmigen Schuppen ausgestattet. Die einzelnen Arten haben aber nicht einfache, sondern immer fiederspaltige Blätter (Fig. 10).

Selliguea elliptica. Das mir vorliegende Exemplar dieses Farn stammt aus Indien. Es besitzt diese Art ein kriechendes, ziemlich dickes Rhizom mit rundlich-ovalem Querschnitt. Im Innern finden sich in einem großen Kreis angeordnet 10—12 Leitbündel. Eine schwarze Scheide ist um sie nicht vorhanden, aber die an die Rinde grenzende Wand der Endodermis ist etwas verdickt. Die Zellen des Phloems haben braungefärbte Wände. Die Tracheiden heben sich durch Gelbfärbung deutlich daraus hervor. Ein Sklerenchymring fehlt. Der Blattstiel kann sehr lang werden. Bis zu 61 cm habe ich an einem Exemplar messen können, oft aber auch nur 35—40 cm. Ziemlich dicht an der Stielbasis trifft man sechs Leitbündelstränge, zwei grö-

Fig. 11. Selliguea: Rhizomschuppen. a S. Hosei; b S. elliptica; c S. heterocarpa; d basaler Schuppenquerschnitt von S. wrightii.

ßere und vier kleinere an. Nester sind noch vorhanden, dafür haben aber noch nicht alle Bündel Scheiden. Je mehr weiter nach oben letztere hervortreten, desto mehr verschwinden die Nester. Die das Rhizom dicht be-

setzenden schildförmig angehefteten breiten, klathraten Schuppen ziehen sich auch einige Zentimeter am Stiel hoch. Die Blattspreite ist einfach fiederspaltig. Die Einzelfiedern sind nicht völlig getrennt, sondern durch teils allerdings sehr schmale, an der Hauptrippe herablaufende Spreitenteile miteinander verbunden. Die Zahl der Fiederpaare schwankt zwischen vier und acht. Die Länge eines mittleren Primärfiederchens beträgt 18 cm, seine größte Breite 2 cm. Es verschmälert sich nach der Basis. Teilweise haben die Fiederchen eine gut ausgebildete Träufelspitze. Ein Dimorphismus konnte, da nur fertile Blätter vorlagen, nicht festgestellt werden. Die Epidermis der Blattoberseite ist gewellt. Es finden sich in ihr deutlich kleine, zweizellige Drüsenhaare. Hydathoden sind vorhanden. Die Epidermis der Blattunterseite ist ebenfalls gewellt und enthält Spaltöffnungen mit einer Vorzelle. Auch hier treten vereinzelt, besonders an den Rippen, kleine Drüsenhaare auf. Die Sori bilden meist geschlossene Linien zwischen zwei dickeren Sekundärnerven. Die Sporangien und die zwischen ihnen auftretenden Paraphysen gleichen denen der anderen beiden Gruppen (Fig. 11).

Selliguea flexiloba gehört sehr eng zu S. elliptica. Anatomische Unterschiede habe ich zwischen beiden nicht feststellen können. An den mir vorliegenden Exemplaren war nur die Größe der Primärfiederchen etwas unterschieden. Die von Selliguea flexiloba waren etwas größer. Es ist diese Art von Christ aufgestellt worden, der u. a. folgendes von ihr schreibt: „S. flexiloba accompagne le type de Selliguea elliptica dont il est une sous-espèce affine, depuis la Chine jusqu'aux Philippines, et présente un exemple de la flore chinoise s'étendant, avec des formes nombreuses jusqu'à cet archipel." Soweit ich nach Herbarmaterial urteilen kann, wäre es besser, vorausgesetzt, daß Kontrolle am Standort nicht Unterschiede ergibt, beide Arten wieder zu vereinen.

Selliguea digitata. Diese von Christensen zu den Selligueen gestellte Art unterscheidet sich von den vorher erwähnten durch ihr handförmig gelapptes Blatt. Die mir zur Verfügung stehenden Exemplare hatten meist fünf Lappen, drei größere, breitere und seitlich davon zwei langgestreckte, schmälere. Der mittlere Lappen hatte an einem mittelgroßen Blatt eine Länge von 18 cm. Seine größte Breite etwas unterhalb der Mitte betrug 4 cm. Die Sori sind linienförmig, sehr häufig zeigen sich aber auch noch Einzelsori. Ihr Zusammenfluß zu Linien ist bei dieser Art besonders gut zu verfolgen. Blattbau, Nervatur und Sporangienbau stimmen mit den bei S. elliptica angegebenen Tatsachen überein. Etwa in der Mitte des ziemlich langen, hellbraun gefärbten Blattstiels traf ich zwei größere und fünf kleinere Leitbündel an. Sie sind alle von einer Scheide umgeben. Das Rhizom ist kriechend. Sein ovaler Querschnitt läßt im Innern meist acht kreisförmig angeordnete, verschieden große Leitbündel ohne Scheide erkennen. Schwarze Sklerenchymnester sind da, aber nicht sehr reichlich. Klathrate, schildförmig angeheftete Schuppen sitzen sehr dicht außen am Rhizom an. Sie decken sich mit ihrer breiten Basis gegenseitig. Die Schuppenspitze ist aufgerichtet.

Von Christ ist Selliguea triphylla zur Gattung Selliguea gestellt worden. Meiner Ansicht nach haben wir es hier nicht mit einer Selliguee, sondern mit einer typischen Pleopeltis zu tun. Liniensori, die charakteristischen Kennzeichen der Selligueen, sind nicht vorhanden. Christ gibt in seiner Diagnose selbst nichts davon an. Er beschreibt die Sori mit Recht als länglich, weiter nach der Spitze zu mehr rund. Auffallend und sehr für Pleopeltis sprechend sind auch die im Sorus und auf der Blattfläche vorhandenen Schildschuppen. Selliguea triphylla ist in Zukunft aus Selliguea auszuschließen und als Pleopeltis triphylla zu bezeichnen.

Nun zur allgemeinen Betrachtung der Gattung. Als Wichtigstes ist hier ihre Beziehung zu anderen Gattungen zu behandeln. Copeland schreibt zu dieser Frage: „The species Selliguea is derived from Microsorium and Colysis."

Alderwerelt van Rosenburgh macht folgende wichtige Bemerkung: „In distinction from Christ however, who considers Pleopeltis and Selliguea as two different genera, I take the latter as a section of the former, in view of the great affinity between them and the existence of intermediate forms (species with linear oblong, round and confluent, linear and interrupted sori)." Nach allen meinen Untersuchungsergebnissen bleibt kein Zweifel, daß diese Ansicht Rosenburghs zu Recht besteht. Die Gattung Selliguea leitet sich ab aus dem Pleopeltiskomplex. Alle erwähnten Merkmale der Selligueen finden wir bei Pleopeltis wieder. Die Nester des Rhizoms, die Scheide um die Blattstielbündel, die Ausbildung der Nervatur, die Anordnung der Sori, das Auftreten der Drüsenhaare im Sorus, der Bau der Sporangien und Sporen, alles dies stimmt bei beiden Gattungen überein. Die Gattung Pleopeltis selbst ist aber auch nicht einheitlich. Sie besteht, wie bei der Betrachtung der im Sorus mit Schildhaaren versehenen Pleopeltisarten sich wieder zeigen wird, aus mehreren nebeneinander vorhandenen Einzelästen, die strahlenförmig von einer ehemals sicherlich gemeinsamen Wurzel ausgegangen sind. Innerhalb dieser einzelnen Zweige glaube ich nun, daß sich der Übergang von Einzelsoris zu Liniensoris verschiedene Male vollzogen hat. Daraus lassen sich dann die drei Gruppen innerhalb der Gattung Selliguea erklären. Sie schließen sich an verschiedene Pleopeltisarten an. Ich habe von letzteren ziemlich viele untersucht und neben anderen auch dieselben Unterschiede wie bei Selliguea in der Ausbildung der Schuppen und der Fiederung feststellen können. Noch interessanter erschien es mir, daß ich sowohl innerhalb der Pleopeltisarten mit dünnen, als auch bei denen mit klathraten Schuppen

und teils einfachen, teils fiederspaltigen oder gefiederten Blättern, Arten vorfand, bei denen Verschmelzung der für Pleopeltis charakteristischen Einzelsori schon ganz vereinzelt auftrat. Auf Grund dieser Tatsachen bin ich dazu gekommen, die Selligueengruppen an verschiedenen Stellen an Pleopeltis anzuschließen.

Gruppe 1 weist meiner Ansicht nach enge Verwandtschaftsbeziehungen zu Pl. Werneri und in diesen Kreis gehörige Arten auf. Pl. Werneri hat auch dünnwandige Schuppen. Die Anatomie stimmt in der Hauptsache mit der von Selliguea Féei überein. Die Sori von Pl. Werneri sind teils rundliche, teils mehr ovale Einzelsori. Selten treten, und das ist für den Anschluß meiner Ansicht nach wichtig, Verschmelzungen zwischen zwei benachbarten Soris ein. Geht dieses Zusammenfließen weiter, kommt man eben zu Formen, wie Selliguea Féei.

Gruppe 2 läßt sich sehr gut an Pl. punctata und dieser näherstehende Formen anschließen. Beziehungen, die Copeland wohl besonders im Auge gehabt hat, indem er die Selligueen mit Microsorium = Pl. punctata in Verbindung bringt. Letztere Art hat klathrate schildförmige Schuppen. Ihre Sori sind noch unregelmäßig auf der Blattfläche verteilt. Es schließt sich am besten von der zweiten Gruppe wohl S. hemionitidea an, bei der, wie schon erwähnt, die Sori gegenüber Pleopeltis punctata schon auf bestimmte Linien beschränkt sind. Sie stehen aber anderen Selligueen gegenüber noch häufig einzeln, so daß man im Zweifel sein kann, ob man Selliguea hemionitidea besser zu Pleopeltis oder zu Selliguea stellen soll. Es handelt sich hier, um mit Rosenburgh zu sprechen, um eine „intermediate" Form. Innerhalb der zweiten Gruppe schreitet dann etwa in der vorn gegebenen Anordnung die Ausbildung der Coenosori immer weiter fort.

Bei Gruppe 3 kann man betreffs des Anschlusses etwas im Zweifel sein. Sie kann sich einmal durch Weiterentwicklung der Blattspreite von Gruppe 2 oder direkt von fiederspaltigen Pleopeltisarten herleiten. Mir scheint das Letztere wahrscheinlicher. In Pleopeltis pteropus haben wir einen fiederspaltigen Farn, der meiner Ansicht nach den Selligueen der dritten Gruppe sehr nahe steht. Die Anatomie zeigt weitgehende Übereinstimmung. Die Schuppen sind klathrat, die Anordnung der Sori ist eine ziemlich unregelmäßige. Neben Exemplaren, die je eine aus getrennten Sori bestehende Soruslinie zwischen zwei stärkeren Sekundärnerven ausbilden, treten noch häufig Formen auf, die an Stelle der einen zwei Soruslinien vorweisen. Etwas seltener, aber immer noch verhältnismäßig oft, gibt es auch Exemplare mit vollkommen unregelmäßiger Anordnung der Einzelsori. Alles dies innerhalb einer Art!

Unter den runden Einzelsoris finden öfter Verschmelzungen, meist zwischen zwei, seltener zwischen mehreren von ihnen statt. Vollkommen geschlossene Reihen habe ich nie feststellen können. Da die Einzelsori vorherrschen, rechnet man diese Art mit Recht zu Pleopeltis. Die Gruppe 3 der Selligueen läßt sich zwanglos in die Nähe von Pleopeltis pteropus stellen.

Zusammenfassend sei nochmals betont: die Gattung Selliguea gehört zum Pleopeltiskomplex. Sie hat sich von verschiedenen Stellen aus aus diesem heraus entwickelt. Scharfe Abgrenzungen gegenüber Pleopeltis sind wegen der auftretenden Übergangsformen nicht möglich.

Interessant für die Beurteilung der Selligueen als abgeleitete Gattung erscheint mir auch, um es kurz zu erwähnen, die Tatsache, daß alle Selligueen einfache Drüsenhaare im Sorus haben. Man ist heute der Ansicht, daß sich innerhalb des Pleopeltiskomplexes diese einfachen Drüsenhaare aus schildförmigen Haaren entwickelt haben, diesen gegenüber also als abgeleitet zu betrachten sind.

V. Abschnitt: **Kurze anatomische und morphologische Untersuchung der mit Schildhaaren im Sorus versehenen Pleopeltisarten.**

Ich bin zu dieser kurzen Untersuchung angeregt worden durch die mir bei der Bearbeitung der Gattung Selliguea aufgefallenen Verschiedenheiten unter den einzelnen zu Pleopeltis gerechneten Arten. Da mir eine Prüfung des ganzen Komplexes, wenn sie gründlich sein sollte, zeitlich neben der mir zur Aufgabe gestellten Untersuchung der übrigen Gattungen nicht möglich war, habe ich mich entschieden, nur die mit Schild- oder Übergangshaaren, nicht die mit einfachen Drüsenhaaren im Sorus versehenen Pleopeltisarten hier, soweit erreichbar, einer genaueren Kontrolle zu unterwerfen. Es wurden dabei gerade diese Formen ausgesucht, weil es die Schildhaare des Sorus hauptsächlich waren, die die Begründung der Gattung Pleopeltis mit einer Art, Pleopeltis angusta, veranlaßten. In der Diagnose der genannten Art steht u. a.: „Sori subrotundi dorsales Indusia plura in quolibet soro orbicularia peltata“ (Humboldt und Bonpland in: Nova genera et species plantarum I, Paris 1815, S. 9).

Man hat im Laufe der Zeit in bezug auf die zu Pleopeltis gestellten Arten nicht mehr an der Urdiagnose festgehalten. Heute rechnet man viele Arten zu dieser Gattung, die keine Schildhaare im Sorus haben. Eine solche Erweiterung besteht, vom Einzelfall abgesehen, wohl größtenteils mit Recht. Es hat schon Goebel festgestellt, daß die Schild-

haare kein scharf abgrenzendes Merkmal darstellen, daß sie durch Übergänge mit Arten, die nur einfache Drüsenhaare im Sorus haben, verbunden sind. Es galt nun, einmal die Verwandtschaftsbeziehungen der mit Schildhaaren versehenen Arten untereinander festzustellen. Im Münchener Herbar fand ich 28 hierher gehörige Arten vor. Sie hatten alle, bis auf zwei amerikanische Formen, einfache, höchstens etwas gelappte Blätter. Zunächst konnte an ihnen ein deutlicher Zusammenhang der Sorusschildhaare mit den übrigen Schuppen festgestellt werden. Ich traf immer da, wo Schildhaare sich fanden, auch auf dem Blatt, wenn auch oft sehr vereinzelt, (ich habe sie oft an vielen Exemplaren lange suchen müssen) mehr oder weniger runde, bis lanzettliche, aber hier stiellos angeheftete Schuppen an. In einigen wenigen Fällen gelang es mir sogar, dort, wo auch Übergangshaare oder längere einfache Drüsenhaare im Sorus auftraten, diese auch auf dem Blatt wieder zu finden. Ich glaube, es besteht kein Zweifel, daß sich die Schildhaare des Sorus von auf die Blattfläche übergetretenen Rhizomschuppen ableiten. Im übrigen erwiesen sich die mir vorliegenden Formen trotz einfacher, wenn auch verschiedener Blattgestaltung nicht als einheitlich. Ich konnte unter ihnen auf Grund meiner Ergebnisse deutlich sechs Gruppen unterscheiden. Es enthält davon jede mehrere sich untereinander besonders nahestehende und mit gemeinsamen charakteristischen Merkmalen ausgestattete Arten. Nachdem ich die Zusammenstellung zu Gruppen zunächst nur auf Grund der Gesamtmerkmale vollzogen hatte, konnte ich interessanter Weise hinterher auch große Übereinstimmung in der geographischen Verbreitung feststellen. Daß die einzelnen Abteilungen oft in enger Beziehung zueinander stehen, daß es auch wenige Fälle gibt, über deren Einordnung man im Zweifel sein kann, liegt in der Gesamtnatur des Pleopeltiskomplexes. Einige Merkmale, z. B. der Bau der Sporangien, sind übrigens bei allen hier erwähnten Arten gleich. Sie konnten nie zur Festlegung näherer Beziehungen unter ihnen Verwendung finden. Um so mehr sprechen sie aber dafür, daß alle die in Frage kommenden Formen einem gemeinsamen Grundbauplan angehören. Im allgemeinen habe ich aber auf Grund anderer charakteristischer Merkmale, wie Schuppen, Rhizombau, Blattbau, Sorusanordnung und Behaarung, die enger verwandten Arten gut herausfinden können.

Im folgenden werden die einzelnen Gruppen getrennt behandelt. Es stammten unter den geprüften Arten acht teils aus Süd-, teils aus Mittelamerika. Unter diesen ließen sich zwei Abteilungen unterscheiden.

Gruppe 1 wird gebildet von Pleopeltis percussa, Pl. geminata, Pl. lycopodioides, Pl. fuscopunctata und Pl. Schwartzii. Sie ist charakterisiert durch am Rande dünne Rhizomschuppen. Die immer gemeinsam mit Übergangshaaren auftretenden Schildhaare des Sorus sind ebenfalls dünnwandig. Nur an den Anheftungsstellen treten jeweils verdickte Zellen auf. Die Nervatur ist bei allen charakteristisch ausgebildet. Die Einzelsori sind in je einer meist das ganze Blatt durchziehenden Reihe zu beiden Seiten der Mittelrippe angeordnet. Sie stehen dieser durchschnittlich näher als dem Rande. Mehrere freie Nervenenden münden in sie ein. Die Rhizombündel haben eine, meist ziemlich dicke, schwarze Scheide. Sklereidennester oder sonstige Verdickungen fehlen im Rhizom.

Zu Gruppe 2 gehören: Pleopeltis lanceolata, Pl. leucospora und Pl. angusta. Ihre Schuppen sind deutlich klathrat. Die Schildhaare im Sorus ebenfalls. Sie sind reichlich vorhanden. Mehr oder weniger runde Schuppen sitzen bei allen Formen sowohl auf der Blattober- als auch besonders auf der Blattunterseite sehr reichlich. Die Sori sind häufig dem Rande genähert. Sie besetzen größtenteils nur die obere Hälfte des Blattes, gehen aber teilweise auch bis zur Blattbasis herunter. Es kommen in ihnen nur Schildhaare vor. Die Blattextur ist lederig. Anfänge von Fiederung treten auf. Die Rhizombündel haben entweder keine Scheide oder nur eine ganz schwache. Es kommen im Rhizomgewebe dafür reichlich Zelluloseverdickungen vor. Die Untersuchung ergab im einzelnen, um von jeder der beiden Gruppen einen Vertreter ausführlicher zu behandeln, nachstehendes:

Gruppe 1: Pleopeltis percussa.

Es ist dies ein in Brasilien und Venezuela vorzugsweise vorkommender Farn. Er ist ausgezeichnet durch ein langes, kriechendes Rhizom, an dem mit Bevorzugung der Unterseite allseitig Wurzeln entspringen. Das ganze Rhizom ist dicht mit schildförmig angehefteten Schuppen besetzt. Sie ziehen sich am Blattstiel hoch und finden sich auch auf der Spreite. Es geht dabei ihre unten lanzettlich zugespitzte Form nach der Spreite zu immer mehr in eine rundliche über. Ihre Wände sind vorwiegend dünn. Der nicht sehr dicke Rhizomquerschnitt ist rund. Im Rhizominnern finden sich im Kreis angeordnet 8—10 verschieden große, dick umscheidete Leitbündelstränge. Stellenweise kann auch eine zweite oder dritte Schicht außerhalb der Endodermis Verdickungen und schwarzen Inhalt aufweisen. Sklereidennester sind nicht vorhanden. Außen am Rhizom lassen sich Anfänge eines erst im Stiele weiter ausgebildeten Sklerenchymmantels bemerken. Ein Blattstiel ist

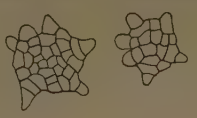
deutlich abgegliedert. Seine Länge schwankt beträchtlich. Das Durchschnittsmaß beträgt 5—10 cm. Er ist, wie schon erwähnt, wenn auch nicht immer, dicht mit Schuppen besetzt. In seinem Innern kommen kurz oberhalb der Basis zwei größere, daneben zwei kleinere, wahrscheinlich von ersteren abgespaltene Bündel mit einer aus großen Zellen bestehenden dicken, inhaltreichen Scheide vor. Nach außen umschließt ein Sklerenchymmantel den Blattstiel. Die Epidermis ist unverdickt aber nach außen mit Kutikula versehen. Die Blattextur ist lederig. Die Blattspreite ist langgestreckt, zungenförmig. Die breiteste Stelle liegt kurz unterhalb der Mitte. Nach oben verschmälert sie sich rasch in eine Träufelspitze. Die vorherrschende Länge beträgt 15—25 cm, die Breite 2—3 cm. Das sterile Blatt ist um weniges breiter als das fertile. Die Blattnervatur weist Anhänge in geschlossenen Maschen auf. Die Sori sitzen in je einer Längsreihe, rechts und links der Mittelrippe genähert. Sie können teilweise schwach eingesenkt sein. Mehrere sich oft gabelnde Nervenäste treten in sie ein. Es handelt sich also um typische, ziemlich dicke, runde Pleosori. Die Sporangien sind langgestielt. 2 schmale Stomium-, 3 Epi-, 3 Hypostomium- und 13 Anuluszellen sind vorherrschend da. Die Sporen sind dorsiventral bohnenförmig und mit Perispor versehen. Zwischen den Sporangien stehen dünne, langgestielte Schildhaare mit gewellten Zellwänden (Fig. 12a). Daneben treten, häufiger als erstere, oben verbreiterte Haare auf. Einfache Drüsenhaare sind, wenn man das Ganze als Reduktionsreihe auffassen will, noch nicht vorhanden. Auf der Blattunterseite finden sich neben den üblichen zweizelligen Drüsenhaaren sehr vereinzelt ebenfalls die terminal verbreiterten Haare wieder (ich habe sie nur zweimal gefunden). Daneben treten mehr oder minder runde, kurz- oder ungestielte schildförmig angeheftete Schuppen etwas reichlicher auf. Schildhaare, sowie die verbreiterten Übergangshaare enden in eine Schleimpapille. Die in der gewellten Epidermis der Blattunterseite sich findenden Spaltöffnungen haben eine Vorzelle. Auf der Blattoberseite habe ich Spaltöffnungen und Haare oder Schuppen nicht feststellen können.

Fig. 12a. Schildhaar von Pl. percussam.

Pleopeltis geminata ist eine ebenfalls in Brasilien beheimatete Art. Sie gleicht in der Hauptsache Pl. percussa. Nur ist die ganze Pflanze etwas kleiner. Bei einer Spreitenlänge von 5—15 cm beträgt die Breite nur 1—2 cm. Der Blattstiel ist sehr kurz, oft nur 1 cm lang, häufig fehlt er auch. Es tritt an der Basis ein dick umscheidetes Bündel in ihn ein. Im kriechenden Rhizom trifft man nur 3 bis 6 Bündel an. Im Sorus fehlen die schon bei Pl. percussa nicht sehr reichlichen

Schildhaare. Es treten dafür zahlreiche breite Übergangshaare auf. Am häufigsten trifft man einreihige Haare an, deren terminale Zellen mehr oder weniger bedeutende seitliche Auftreibungen zeigen. Es kommen auch schon einfache Drüsenhaare vor (Fig. 12b).

Pleopeltis lycopodioides schließt sich der letzterwähnten Art eng an. Sie ist ebenfalls hauptsächlich brasilianisch. In bezug auf die Größe steht sie Pl. geminata näher als Pl. percussa. In dem hier besonders langgestreckten Rhizom traf ich fünf umscheidete Bündel an. Außen ist das Rhizom auffällig dicht mit den auch sonst angetroffenen Schuppen besetzt. Das Blatt ist kurz oder gar nicht gestielt. Im Sorus findet man keine Schildhaare mehr, sondern vorherrschend nur noch einfache Drüsenhaare. Ganz selten trifft man solche an, die noch eine Endverbreiterung zeigen. Daß sie vorkommen, ist interessant. Es gestattet uns Pl. lycopodioides, wenn man das ganze bezüglich der Schildhaare als Reduktion betrachtet, als Endglied dieser Reduktionsreihe anzusehen, als ein Endglied, das sich eng an die beiden vorherigen Formen, bei denen die Reduktion noch nicht soweit gegangen ist, anschließt. Es hat also Pl. percussa Schildhaare und Übergangshaare, Pl. geminata Übergangshaare und einfache Haare, Pl. lycopodioides einfache Haare, selten Übergangshaare. Alle drei Arten kommen in Brasilien vor.



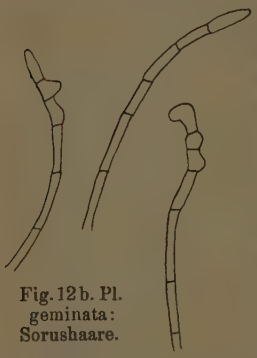


Fig. 12b. Pl. geminata: Sorushaare.

Fig. 12c. Pl. fuscopunctata: Schildschuppen, Übergangs- und einfache Haare.

Es folgen nun zwei Formen, die sich nicht ganz so eng an die vorher behandelten Arten anschließen, zweifellos aber auch zu dieser Gruppe gehören.

Pleopeltis fuscopunctata. Von dieser Art lag mir ein Exemplar aus Ecuador vor. Das dünne kriechende Rhizom zeigt im Inneren 3—4 dickumscheidete Bündel. An der Blattbasis findet man zwei größere und zwei kleinere Teilstelen. Ein Blattstiel fehlt meist. Die Blattextur ist halbledrig. Im Sorus treten gestielte Schildhaare auf, an deren kleinem, runden Schild im Gegensatz zu sonst mehrere — ich zählte bis zu acht — Schleimpapillen sitzen. Man könnte diesen Schildhaartypus als den höchstentwickelten ansehen. Daneben treten im Sorus alle Übergangsformen bis zum einfachen Drüsenhaar auf. Auf der Blattober- und -unterseite trifft man die runden, hier ungestielten Schilder ebenfalls reichlich an (Fig. 12c).

Pleopeltis Schwartzii. Die Heimat dieses Farn sind die westindischen Inseln, besonders die Insel Kuba. Im Inneren des hier schwach dorsiventralen Rhizoms fand ich ein größeres und zwei kleinere Bündel mit deutlicher, schmaler schwarzer Scheide. Der Blattstiel ist sehr kurz und dünn und wird nur von einem umscheideten Bündel durchzogen. Die Blattspreite ist lanzettlich und relativ zu ihrer Länge etwas schmaler als bei den übrigen Formen. Die Textur ist sehr dünn. Im Sorus

treten keine echten Schildhaare mehr auf, dafür trifft man allerlei Übergangsformen bis zum einfachen Drüsenhaar, das häufig ist, an (Fig. 12d). Längere Drüsenhaare, die sich meiner Ansicht nach von letzteren ableiten, kann man auch, wenn auch sehr vereinzelt, auf der Blattunterseite, besonders in der Nähe der Rippe, auffinden. Schildschuppen sind, da sie im Sorus fehlen, auch auf der Blattfläche nicht vorhanden.

Gruppe 2: Pleopeltis lanceolata.

Ein in Süd- und Mittelamerika weitverbreiteter Farn mit zungenförmigen, schmalen Blättern. Mir lagen Exemplare aus Venezuela, Chile und Mexiko vor. Es lebt diese Art an feuchten Standorten, oft an Bäumen, aber auch am Boden. Das radiäre, langgestreckte Rhizom hat im Inneren meist 10—12 Bündel ohne Scheide. Alle Zellen des Grundgewebes weisen aber Zelluloseverdickungen auf, die mit Chlorzinkjod Blaufärbung ergeben. Der den Querschnitt nach außen abschließende Sklerenchymring färbt sich dagegen mit Phlorogluzin-Salzsäure rot. Die das Rhizom dicht besetzenden Schuppen sind schildförmig angeheftet und klathrat. In der Mitte sind die Zellen sehr stark, am Rande etwas weniger verdickt. Es finden sich bei Pl. lanceolata schon am Rhizom alle Übergänge von langgestreckten zu runden Formen vor. Sie ziehen sich an dem kurz abgegliederten Blattstiel hoch. Ein Querschnitt durch die Blattbasis zeigt im Inneren zwei dicht aneinanderliegende Leitbündel. Von diesen wird dann meist noch eines, selten werden mehrere abgegliedert. Die Bündel haben noch keine schwarze Scheide. Es ist die auf die Endodermis folgende Schicht, nur etwas kleiner und verdickter. Außen im Sklerenchymmantel führen die stark verdickten Zellen dunklen Inhalt. Die Blattextur ist lederig. Auf der Blattunter- und -oberseite sitzen reichlich bald mehr runde, bald mehr lanzettliche Schuppen. Die Blattepidermis ist gewellt und etwas verdickt. In ihr kommen auf der Unterseite neben vielen Spaltöffnungen mit einer Vorzelle auch kleine zweizellige Drüsenhaare reichlich vor. In den Sorus treten mehrere Nervenenden ein. Er ist rund und hat am Sorusboden ein sekundäres Maschennetz ausgebildet. Zwischen den Sporangien treten reichlich langgestielte klathrate Schildhaare auf.

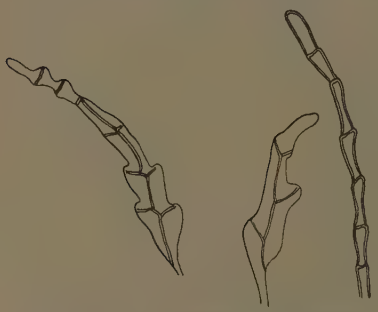


Fig. 12d. Pl. schwartzii: Übergangs- und einfache Haare.

An die einfach ausgebildete Pleopeltis lanceolata schließen sich nun zwei weitere, ebenfalls in Venezuela vorkommende Arten außer-

ordentlich dicht an: Pleopeltis leucospora und Pl. angusta. Es sind dies im Gegensatz zu Pl. lanceolata fiederspaltige Arten, die einzigen, die ich unter den geprüften Formen angetroffen habe. Dabei ist recht bemerkenswert, daß bei Pl. leucospora oft noch einfache, schwach ausgebuchtete Blätter auftreten. Mir lag neben diesen außerdem noch ein Exemplar vor, das auf der einen Blatthälfte deutlich drei, an der Basis verbundene Fiedern ausgebildet hatte und auf der anderen nur ganz schwache Ausbuchtungen zeigte. Es scheint mir die Ausbildung der Fiederung noch in den Anfängen zu stehen. Die Blattextur ist lederig. Das ganze Blatt ist schmal und auf Ober- und Unterseite mit Schuppen besetzt, deren Wände bald stärker, bald weniger stark verdickt sind. Die großen, runden oder ovalen Sori nehmen fast den ganzen Zwischenraum zwischen Rand und Mittelrippe ein. Neben den Sporangien finden sich reichlich Schildhaare. Ein Blattstiel ist deutlich abgegliedert (8—10 cm L.) und dicht mit Schuppen besetzt. 1 cm oberhalb der Basis traf ich zwei größere und zwei kleinere, weiter oben insgesamt nur noch drei Leitbündel ohne Scheide an.

Pleopeltis angusta ist die als Typus der Gattung Pleopeltis beschriebene Art. Sie gehört ganz dicht zu Pl. leucospora. Ihr Blatt ist aber an den mir vorliegenden Exemplaren immer fiederspaltig. Nur an einem traf ich ein Blatt mit nur einmaliger Gabelung der Blattspitze an. 4—10 an der Basis verbundene Fiederchen habe ich sonst immer gezählt. An ihrer Anordnung erkennt man deutlich ihre Ableitung aus der Gabelteilung. In den rechts und links der Mittelrippe jedes Fiederchens je in einer Reihe sitzenden großen, runden Sori kommen nur langgestielte Schildhaare vor. Das Blatt ist oben und unten reichlich mit Schuppen besetzt.

Gruppe 3.

Ich komme nun zu den mit Schildhaaren versehenen Pleopeltisarten der alten Welt. Ein großer Teil davon ist sehr ähnlich Pl. lanceolata ausgebildet, so daß man in dieser einen Ausläufer der altweltlichen Formen sehen könnte, der sich in Amerika zu fiederspaltigen Arten, wie Pl. leucospora und Pl. angusta weiter entwickelt hat. Es ist dies jedoch, wenn auch eine schöne, so doch eben nur eine Hypothese.

Tatsache ist, daß Pleopeltis Schraderi, eine afrikanische Form, kaum wesentlich von Pleopeltis lanceolata verschieden ist. Die Unterschiede seien hier kurz angegeben. Das Rhizom von Pl. Schraderi ist dicht mit anliegenden klathraten Schuppen besetzt. In seinem Inneren treten in der Nähe der Leitbündel selten kleine schwarze Nester auf. Kurz oberhalb der Blattstielbasis fand ich zwei größere und zwei kleinere Bündel, die eine schmale schwarze Scheide ausgebildet hatten. Die Blattspreite ist durchschnittlich um weniges breiter als bei Pl. lanceolata. Auf

der Blattober- und -unterseite sind Schuppen in der Nähe der Rippe nur vereinzelt vorhanden (Fig. 12e).

Sehr ähnlich Pl. Schraderi ist Pl. makrosphaera gebaut. Sie stammt aus Yunnan. Während der vorherige Farn nur wenige Nester im Rhizom aufwies, findet man sie hier in reichlichem Maße vor. Die das Rhizom dicht besetzenden Schuppen sind gleichmäßig klathrat ausgebildet und haben einen gezackten Rand. Alle Übergänge von lanzettlicher zu runder Form sind vorhanden (siehe dasselbe bei Pl. lanceolata). An der Blattbasis traf ich drei schwarz umscheidete Bündel an, die zwischen sich in Hufeisenform noch mehrere andere einschalten können. Auf der Blattunterseite treten häufiger Schuppen auf. Die rundlichen Sori sitzen meist dem Rande genähert, an den Gabelungsstellen von Nervenästen. Verschiedentlich treten auch noch freie Nervenenden in sie ein. Zwischen den Sporangien stehen klathrate Schildhaare.

Pleopeltis linearis (Thunb.), eine indische und himalayische Pflanze, unterscheidet sich von der vorigen neben ihrer größeren Gesamtausbildung besonders dadurch, daß bei ihr im Sorus neben Schildhaaren alle Übergänge bis zum einfachen Drüsenhaar auftreten. Die Sori sitzen wiederum dem Rande genähert. Auf der Blattunterseite findet man vereinzelt kleine Schuppen. Die Textur des Blattes ist bald dünn, bald mehr lederig. Das richtet sich wohl nach dem Standort. Durchschnittlich beträgt, nach meinem Exemplar zu urteilen, die Blattlänge 36 cm, bei einer größten Breite von $1^1/_2$ cm. In den wenig beschuppten Blattstiel treten 3—4 kleine Leitbündel ein, zunächst ohne, später mit Scheide. Etwa 2 cm oberhalb der Basis fand ich 6 hufeisenförmig angeordnete Stelen. Das dicke, dicht mit Schuppen besetzte Rhizom wird vorwiegend von 10 Bündeln ohne Scheide durchzogen. Wenige, aber große, schwarze Sklereidennester sind im Grundgewebe des Rhizoms vorhanden.

Fig. 12e. Schildhaar von Pl. Schraderi.

Ebenfalls wie Pl. linearis im Himalaya beheimatet ist Pl. clathrata. Clarke gibt für Pl. linearis Höhen von 1000—10000, für Pl. clathrata 11000—12000 Fuß an. Er bemerkt dabei zur Diagnose der letztgenannten Art: „This may be an alpine variation of Pleopeltis linearis, but the scales are peculiar". Nach meinen Ergebnissen lassen sich beide Formen, trotzdem sie sich sehr nahe stehen, doch ganz gut trennen. Es finden sich bei Pl. clathrata im Sorus Schildhaare und breite Übergangshaare, nie einfache Haare. Schildschuppen mit stark ausgezacktem Rand treten auch vereinzelt auf der Blattfläche auf. Die Blattextur ist dünn. Das Rhizom ist dicht, mit büschelig gestellten, aufgerichteten, klathraten Schuppen besetzt. Ihre Anheftungsstelle ist im Gegensatz zu Pl. linearis sehr nach der Schuppenspitze verschoben, so daß ein breiter Unterlappen gebildet wird. Eng an Pl. clathrata schließt sich Pl. excavata an.

Als unbedingt dieser Gruppe angehörig ist noch Pl. revoluta zu betrachten. Der Bündelverlauf im Blatt gleicht dem von Pl. linearis völlig. Dem früher allgemein gebräuchlichen Namen dieser Art „Pl. longifolia" entsprechend, ist die Blattspreite oft sehr entwickelt. 75 cm Länge und 3 cm Breite habe ich gemessen. Die Sori sind eingesenkt und langgestreckt. Einige benachbarte verschmelzen öfter mit-

einander, so daß aus den mit Maschennetz versehenen Pleosori Coenosori werden. Im Sorus selbst treten Schildhaare gegenüber allerlei bis zum einfachen Drüsenhaar vorhandenen Übergangshaaren sehr zurück. Auf der Blattunterseite kommen mehr oder weniger runde Schuppen vor.

Pl. Schraderi, Pl. macrosphaera, Pl. linearis, Pl. clathrata, Pl. excavata und Pl. revoluta bilden eine sehr einheitlich charakterisierte Gruppe. Sie sind alle ausgezeichnet durch: 1. Sklereidennester im Rhizom, 2. schwarze Scheiden um die weiter oben meist hufeisenförmig angeordneten Leitbündel, 3. Klathrate, oft am Rande ausgezackte Schuppen, 4. Schildhaare im Sorus, zu denen nur bei einigen Übergangshaare, selten einfache Drüsenhaare treten, 5. vorwiegend dem Rande näher als der Mittelrippe stehende Sori, 6. langgestreckte, schmale, meist ledrige, einfache Blattspreiten.

Gruppe 4.

Es folgen nun vier weitere, wiederum in sich geschlossene Arten, die man als einen Seitenzweig zur vorherigen Gruppe auffassen könnte. Pleopeltis rostrata, Pl. accedens (Blume), Pl. Damuense und Pl. drymoglossoides sind durch länglich-eiförmig gestaltete sterile Blätter ausgezeichnet. Das fertile Blatt ist meist schmaler als das sterile und häufig in eine sehr lange Spitze ausgezogen (besonders Pl. accedens und Pl. rostrata). Die Sori sitzen der Mittelrippe genähert, häufig nur an der Blattspitze.

Pl. rostrata ist ein in Indien beheimateter Farn, der im Sorus reichlich langgestielte Schirmhaare hat. Auf der Blattunterseite treten vereinzelt Schuppenhaare auf. Die Blattextur ist lederig. Der Blattstiel ist meist nur 2—4 cm lang. Zwei Leitbündel, zunächst an der Basis ohne, weiter oben mit Scheide, treten in ihn ein. Vereinzelt findet man klathrate, ausgezackte, schildförmig angeheftete Schuppen am Stiel. Sie sitzen dicht an dem langgestreckten, meist mit Kalküberzug versehenen, dünnen Rhizom an. Der runde Rhizomquerschnitt zeigt vorherrschend gegen sechs verschieden große Bündel. Diese haben eine dünne, oft nicht geschlossene Scheide. Sklereidennester treten sehr selten auf. Auch ein Sklerenchymmantel fehlt. Er wird erst im Blattstiel ausgebildet.

Die übrigen drei Formen bilden ebenfalls nur vereinzelt große Sklereidennester im Rhizom aus. 2—6 Leitbündel traf ich vorherrschend an. Davon werden zwei sich weiter oberhalb mit einer Scheide umgebende in das Blatt abgegeben. Ein Blattstiel wird oft überhaupt nicht ausgebildet. Bei Pl. accedens schwankt die Blattgröße außerordentlich. Als Länge eines großen fertilen Blattes maß ich einmal

15 cm. Davon machte die schmale, mit Sori besetzte Spitze 10 cm aus. Die untere Blatthälfte hatte eine größte Breite von 2,2 cm, die Spitze war nur 0,3 cm breit. Besonders kleine, im wesentlichen aber mit Pl. accedens übereinstimmende in Neuguinea beheimatete Exemplare hat Rosenburgh als Pl. Damuense abgetrennt. Als Unterschied gibt er dichter gestellte Blätter, deren Dimensionen etwa den vierten Teil von Pl. accedens erreichen und die anstatt drei nur zwei Maschenreihen auf jeder Seite der Mittelrippe ausbilden, an. An den mir vorliegenden Exemplaren von Pl. Damuense und Pl. drymoglossoides betrug die Länge 2,5, die größte Breite 0,6—0,8 cm. Das sterile Blatt ist bei allen drei Formen stets breiter und kleiner als das fertile. An der Blattspitze sitzen die kleinen runden Sori. Zwischen den Sporangien finden sich bei Pl. accedens und Pl. Damuense wenige, klathrate Schildhaare und reichlich alle Übergangsformen bis zum einfachen Drüsenhaar (Fig. 12f). Pl. drymoglossoides, die in China beheimatet ist, hat nur reichlich Schildhaare, keine Übergangshaare im Sorus.

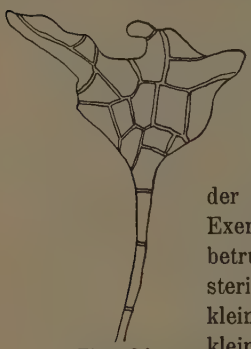


Fig. 12f. Pl. damuense: Übergangshaar.

Gruppe 5.

Schon Christ hat Pl. normalis als eine Sondergruppe, die „Normalia“ bedingend von anderen abgetrennt. Ich möchte von den Schildhaare im Sorus führenden Formen noch Pl. ensata zu Pl. normalis stellen. Charakterisiert ist diese Gruppe durch ein zungenförmiges, ziemlich breites und langes Blatt mit dünner, bis halbledriger Textur. Die nicht eingesenkten großen Sori sitzen der Mittelrippe genähert und bilden unweit von ihr eine unregelmäßig schwankende Reihe. Bei größeren Exemplaren kommen auch mehrere Reihen vor. Im Sorus treten Schild- und Übergangshaare auf (Fig. 12g). Auf der Blattunterseite sitzen, besonders in der Nähe der Rippen, Schuppen. Ein Blattstiel ist bei Pl. normalis gar nicht oder nur sehr kurz (4—5 cm), bei Pl. ensata aber ziemlich lang (bis zu 20 cm) abgegliedert. An ihm ziehen sich vereinzelt Schuppen hoch. Die Nervatur ist gut sichtbar. Die Maschen zeigen im Innern sehr reichlich Anhänge. Bei Pl. normalis fand ich

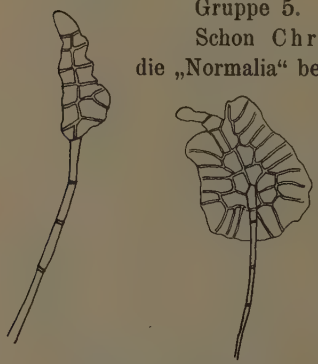


Fig. 12g. Pl. normale: Übergangshaare.

an der Blattbasis zwei größere und zwei kleinere, bei Pl. ensata fünf, ebenfalls verschieden große, schwach umscheidete Bündel. Beide Formen haben ein langgestrecktes, kriechendes Rhizom mit allseitig dichtem Schuppenbesatz. Letztere sind schildförmig angeheftet und klathrat. Ihre Basis ist ziemlich breit, ihr Rand ist mehr oder weniger ausgezackt. An ihrer Anheftungsstelle entspringen sehr oft reichlich Rhizoiden. Im Rhizominneren finden sich in einem etwas abgeflachten Kreis angeordnet 8—12 Leitbündel. Sie haben eine schwarze Scheide. Sklereidennester treten nicht sehr reichlich auf. Außen fehlt ein Sklerenchymmantel. Pl. normalis kommt in Indien, daneben auch auf Sumatra und Java vor. Pl. ensata ist in Japan beheimatet (Fig. 13).

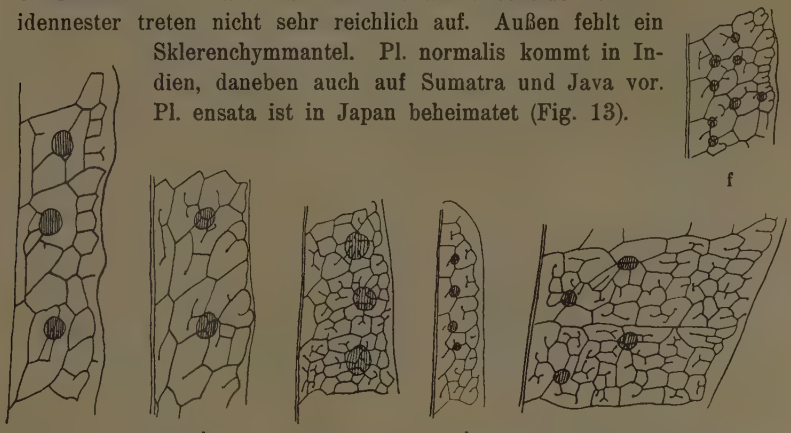


Fig. 13. Pleopeltis: Blattnervatur und Sorusanordnung. a Pl. lanceolata; b Pl. linearis; c Pl. macrosphaera; d Pl. drymoglossoides; e Pl. ensata; f Pl. hederacea.

Gruppe 6.

Zum Schluß blieben mir noch zwei wohl ziemlich isoliert stehende Formen übrig: Pleopeltis Bürgeriana und Pl. hederacea, erstere in Japan, letztere in China vorkommend. Beide sind meiner Ansicht nach nur als etwas variierte Formen einer Art anzusehen. Bei Pl. hederacea ist die Blattspreite nicht ganz so langgestreckt als bei Pl. Bürgeriana. Ob dieser Unterschied immer zutrifft, müssen aber genaue Vergleichungen am Standort erst ergeben. Beide Arten haben eine charakteristisch verbreiterte Blattbasis. Die Blattspreite ist unterseits reichlich mit unregelmäßig verteilten kleinen runden Sori besetzt. In ihnen treten klathrate Schildhaare und Übergangshaare vereinzelt, Drüsenhaare häufiger auf. Auf der Blattunterseite findet man sehr schmale Schuppen, daneben kommen vier- bis fünfzellige langgestreckte, braunen Inhalt führende Drüsenhaare vor, die meiner Meinung nach denen im Sorus

entsprechen (Fig. 14). Das Blatt ist an der Basis häufig etwas eingeschnitten. Bei einer Länge von 10—12 cm beträgt die Basisbreite etwa 5 cm. Das Blatt ist kurzgestielt. 2—3 schwarz umscheidete Bündel treten in den Stiel ein. Das Rhizom ist langgestreckt, kriechend und reichlich mit klathraten, randlich ausgezackten Schuppen besetzt. Der runde Rhizomquerschnitt zeigt 8—10 im Inneren verlaufende dick umscheidete Bündel. Daneben treten vereinzelt Sklereidennester auf. Außen wird das Rhizom von einem Sklerenchymmantel umgeben (Fig. 15).

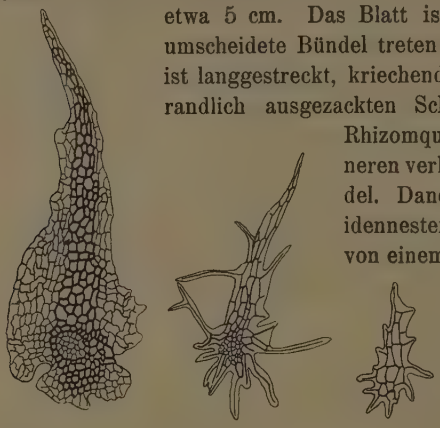


Fig. 14. Pleopeltis: a Rhizomschuppe von Pl. schraderi; b Schuppe auf dem Blatt von Pl. clathrata; c Schuppe auf dem Blatt von Pl. hederacea.

Ans Ende dieser kurzen Untersuchungen möchte ich einige Worte Goebels stellen, die mir außerordentlich einleuchtend erscheinen und deren Richtigkeit sich, wie aus dem oben erwähnten Zerfall in Einzelgruppen ersichtlich, sogar bei den wenigen, aber eben auch nicht in sich geschlossenen Pleopeltisarten mit Schildhaaren im Sorus bewährt. Goebel hat bezüglich der Entwicklung des Pleopeltiskomplexes folgende,

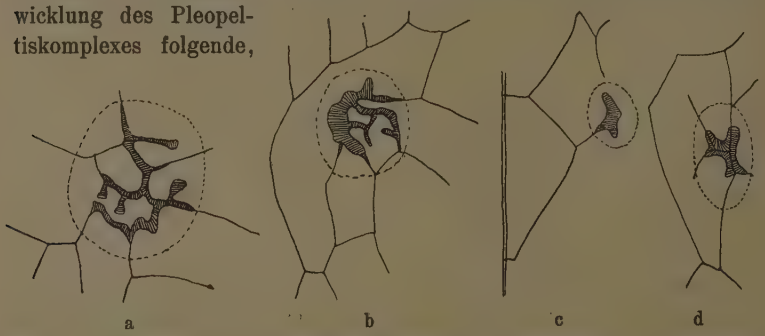


Fig. 15. Sorusboden von: a Pleopeltis excavata; b Pl. geminata; c Pl. schwartzii; d Pl. normale.

natürlich nur bildliche Vorstellung: „Den Ausgangspunkt bildeten Farne, welche eine Anzahl von ‚Entwicklungsmöglichkeiten' besaßen. Bei dem strahlenförmigen Auseinandergehen der einzelnen Formen wurde davon

bald die eine, bald die andere verwirklicht und wieder abgemindert. Auch in Gruppen, in denen bestimmte Entwicklungsmöglichkeiten nicht vollständig aktiv wurden, konnten diese, ursprünglich allen gemeisamen, doch in Einzelfällen aufflackern."

VI. Abschnitt: **Die Gattung Loxogramme.**

Über die Ausbildung und die Zugehörigkeit der Gattung Loxogramme kann man in der Literatur die verschiedensten Angaben finden. Die Gattung ist von Presl aufgestellt, aber nicht scharf definiert worden. Es führt der Autor selbst verschiedene Arten darunter an, die zweifellos nicht zusammengehören. Neben L. involuta wird z. B. Antrophyum lanceolatum gestellt. Gegen eine Zugehörigkeit der Loxogrammeen zu Antrophyum hat sich Mettenius später energisch ausgesprochen. Als trennend sind besonders die bei letzterer vorhandene Verteilung der Sori über das ganze Nervennetz anzusehen.

Völlig scheidet eine nähere Beziehung zur Gattung Gymnogramme aus, zu der die Loxogrammeen bei Hooker noch gerechnet sind. Alle charakteristischen Merkmale der Gymnogrammeen, als da sind: über alle Nerven verteilte, kurzgestielte Sporangien, durchgängig tetraedrische Sporen, vorwiegend offene Gabelnervatur, dünne, nicht klathrate Schuppen usw., fehlen bei Loxogramme.

Auch das Vorhandensein etwaiger Beziehungen zu den Vitariaceen wurde geprüft und als nicht in Frage kommend befunden.

Copeland vertritt bezüglich der Ableitung der Gattung folgende Ansicht: „The genus Loxogramme is manifestly a derivation of Grammitis, which with increased stature has evolved a correlative anastomosis of the veins." Ich habe Grammitis linearis = Polypodium gramineum näher untersucht und konnte daran folgende Unterschiede zu Loxogramme feststellen. Es charakterisieren Grammitis linearis 1. dünne, nicht klathrate Schuppen, 2. ovale, rundliche Sori, 3. einfache, nur durch einen Marginalstrang abgeschlossene Nervatur, 4. Verdickungen der Epi- und Hypostomiumzellen des Sporangiums, 5. scheidenlose Leitbündel im Blattstiel.

Die Vermutung, daß die einfache Nervatur zu der immer geschlossenen maschenbildenden von Loxogramme sich weiter entwickelt haben soll, erscheint mir nicht genügend begründet. Übergangsformen mit Beginn einer Maschenbildung sind bis jetzt nicht gefunden worden. Sie müßten meiner Ansicht nach erst da sein, um die Copelandsche Hypothese zu stützen.

Fée trennt in „Genera Filicum“ nicht zwischen den Gattungen Selliguea und Loxogramme, sondern faßt letztere als ein „subgenus“ von Selliguea auf. Ein kurzer Vergleich beider hier beschriebener Gattungen ergibt ohne weiteres wesentliche Unterschiede. Eine Einordnung in Selliguea kommt auf keinen Fall in Frage.

Wichtig sind mir besonders die Angaben von Diels. Dieser stellt Loxogramme als gleichwertig neben Selliguea und rechnet beide zu dem Pleopeltiskomplex. Wieweit diese Einordnung berechtigt ist, soll die genauere Prüfung der Tatsachen ergeben. Beginnen wir mit der Untersuchung der typischen Loxogrammeen (L. Blumeana, L. involuta, L. grandis, L. malayana, L. parallela, L. mexicana, L. lanceolata, L. spathuluta, L. perakense), so ergibt sich folgendes Bild.

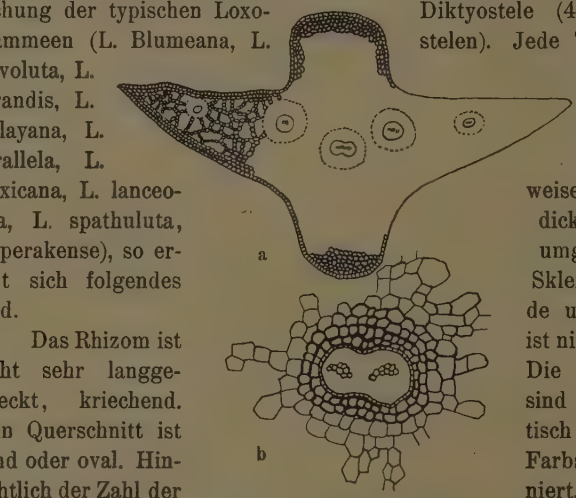


Fig. 16. Loxogramme involuta: a basaler Blattquerschnitt; b Blattbündel mit Scheide stärker vergr.

Das Rhizom ist nicht sehr langgestreckt, kriechend. Sein Querschnitt ist rund oder oval. Hinsichtlich der Zahl der Leitbündel findet sich im Innern bei den einzelnen Arten eine etwas unterschiedene Diktyostele (4—12 Einzelstelen). Jede Teilstele wird von einer Endodermis mit Casparystreifen und teilweise schwach verdickten Wänden umgeben. Eine Sklerenchymscheide um die Bündel ist nicht vorhanden. Die Rindenzellen sind parenchymatisch und nicht mit Farbstoff imprägniert. Sklereidennester und ein Sklerenchymmantel fehlen. Außen wird das Rhizom dicht von klathraten, hier an der Basis angehefteten Schuppen besetzt. Ein Blattstiel wird nicht ausgebildet. An der Blattbasis traf ich vorherrschend 2—4 Bündel, selten mehrere an, die mit Ausnahme von L. grandis in einer Reihe angeordnet sind. Sie werden stets von einer Scheide aus kleineren, etwas verdickten Zellen umgeben. Es handelt sich dabei um die auf die Endodermis folgenden, das Bündel ringsherum dicht umgebenden 2—4 Zellreihen. Gerbstoffablagerungen habe ich in diesen Zellen nie gefunden (Fig. 16). Das übrige lockere Blattgewebe ist nicht in Assimilations- und Schwammparenchym getrennt. Der nach der Blattoberseite besonders deutlich hervortretende Mittel-

nerv ist stark sklerenchymatisch ausgebildet. Das Blatt ist langgestreckt, zungenförmig; seine Textur ist lederig. Die Nervatur ist geschlossen. Es werden mehrere Maschenreihen rechts und links der Mittelrippe ausgebildet. Die einzelnen Maschen sind langgestreckt. In sie ragen, bei einigen Arten besonders häufig (L. Blumeana), bei anderen weniger, freie, am Ende schwach verdickte Nervenenden hinein. Die Epidermis der Blattober- und -unterseite ist gewellt. Auf ihr sitzen vereinzelt kleine zweizellige Drüsenhaare. Spaltöffnungen mit mehreren, selten mit einer Vorzelle werden nur auf der Blattunterseite entwickelt. Die Sori sind langgestreckt linienförmig. Sie stehen schräg gegen die Mittelrippe gerichtet. Nach dem ab und zu auftretenden Zerfall in Einzelstücke möchte ich schließen, daß es sich hier um Coenosori handelt. Leider war es mir, da das Material sehr schwer zu erhalten ist und Sporen sehr schlecht keimen, nicht möglich, die Entwicklung dieser Sori zu verfolgen. Meist werden aufeinander parallel folgend mehrere Liniensori ausgebildet. Bei L. parallela und oft bei L. malayana sind jedoch alle miteinander zu einer der Mittelrippe parallel laufenden Soruslinie verschmolzen. Es folgen die Sori fast überall den Nerven, nur selten verlassen sie sie und nur für ganz kurze Stücke. Die Sporangien sind langgestielt. 2 Stomiumzellen, 3—4 Epi- und 2—3 Hypostomiumzellen herrschen vor. Der Anulus wird von 13—14, aber auch von bis zu 20 Zellen gebildet. In der Ausbildung der Sporen bestehen Differenzen. Bei der Mehrzahl der Arten sind sie dorsiventral und mit Perispor versehen. Deutlich kugel-tetraedrische Sporen konnte ich bei L. Blumeana und bei den noch gesondert zu behandelnden L. iridifolia und L. dimorpha feststellen. Dunzinger zieht auf Grund dieser Unterschiede die Verwandtschaft der Arten in Frage. Ich möchte jedoch der sonstigen vollkommenen Übereinstimmung wegen, so bedeutungsvoll mir die Sporen sonst gemeinsam mit anderen Merkmalen erscheinen, ihnen hier keinen trennenden Charakter beimessen. Dies um so weniger, als es oft gar nicht leicht ist, an den kugelig-bohnenförmigen reifen Sporen ihre Herleitung aus dem Tetraeder zu erkennen. Klaren Aufschluß geben nur die Tetraden. Drüsenhaare habe ich zwischen den Sporangien nicht finden können. Man muß sich sehr hüten, die langen, dünnen Sporangienstiele dafür anzusehen.

L. iridifolia und L. dimorpha.

Von L. iridifolia schreibt Christ: „Habitus und Charakter zwischen Antrophyum und Gymnogramme (Selliguea) schwankend." Es unterscheidet sich dieser Farn von den oben behandelten Loxogrammeen durch ausgeprägten Dimorphismus der Blätter. Beim sterilen Blatt be-

trägt bei einer Länge von 21 cm die größte Breite 3 cm. Beim fertilen bei derselben Länge nur 0,8—1 cm. Es bestehen zwischen beiden, wohl damit zusammenhängend, auch interessante Unterschiede in der Nervatur. Während die des sterilen Blattes reichlich Anhänge aufweist, schließen sich im fertilen Blatt die Nerven zu langgestreckten, größtenteils anhangslosen Maschen zusammen. Die Sporangien scheinen für den ersten Blick die ganze Blattfläche zu bedecken. Entfernt man sie jedoch, so sieht man, daß sie nur den schräg gegen die Mittelrippe gerichteten Nerven dicht ansitzen, also nicht, wie wohl Christ meint, indem er die Gattung zu Antrophyum in Beziehung bringt, das ganze Nervennetz, viel weniger die ganze Blattfläche besetzen (Fig. 17). Die Sporangien sind langgestielt und ziemlich groß. 2 schmale Stomium-, 4 Epi- und 4 Hypostomiumzellen und 15—20 Anuluszellen sind vorhanden. Die Sporen sind kugel-tetraedrisch. Auch der übrige Bau, vor allen Dingen die Entwicklung von Leitbündelscheiden, stimmt mit Loxogramme überein. Es ist diese Art mit Recht dieser Gattung einzuschließen. Die Ausbildung des sterilen Blattes mit dem deutlichen Hinweis auf Pleopeltis scheint mir wichtig für die Beziehung der Gattung Loxogramme zum Pleopeltiskomplex.

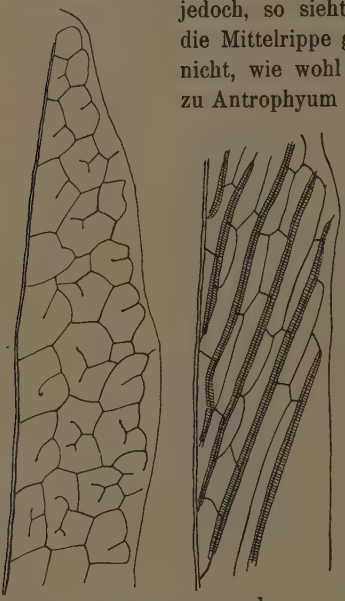


Fig. 17. Loxogramme iridifolia: a steriles, b fertiles Blatt.

L. dimorpha, eine von Copeland zu den Loxogrammeen gestellte Art, schließt sich dem für L. iridifolia Erwähnten an. Nur ist hier der Dimorphismus der Blätter noch bedeutend ausgeprägter. Das fertile Blatt ist außerordentlich lang und schmal. Die Sori bilden im Gegensatz zu L. iridifolia zwei Längsreihen, rechts und links der Mittelrippe. Die Sporen sind ebenfalls kugel-tetraedrisch.

Auf Grund der Untersuchungsergebnisse läßt sich folgende Gegenüberstellung machen. Loxogramme unterscheidet sich wesentlich von Pleopeltis:

1. Durch an der Basis angeheftete, nicht schildförmige Schuppen,
2. durch Fehlen der bei Pleopeltis häufig auftretenden Sklereidennester im Rhizom und der aus einer Zellreihe gebildeten reich-

lich gerbstoffführenden Scheide um die Blattbündel. Es werden dafür bei Loxogramme mehrreihige, gerbstofffreie Sklerenchymscheiden um die Leitbündel ausgebildet,

3. durch das, wenn auch sehr seltene Vorkommen von tetraedrischen Sporen und das Fehlen von Drüsenhaaren im Sorus.

Als übereinstimmend sei hervorgehoben:

1. Der Bau der Sporangien,
2. die hauptsächliche Übereinstimmung in der Nervatur (es werden bei Loxogramme freie Anhänge, wenn auch nicht in dem Maße, wie bei Pleopeltis ausgebildet),
3. gleichzeitig als wesentlicher Unterschied zu Antrophyum, die Beschränkung der Sori auf bestimmte Nerven.

Von all den in Erwägung gezogenen Gattungen ist meiner Ansicht nach, trotz der oben angeführten Differenzen, Pleopeltis am natürlichsten mit Loxogramme in Beziehung zu setzen.

Ich möchte auf Grund meiner Ergebnisse die Loxogrammeen als einen sich schon sehr früh (weit früher als Selliguea) von den übrigen Pleopeltisarten losgelösten Seitenast dieser Gattungen auffassen. Dieser hat, um bildlich zu sprechen, gewissermaßen Zeit gehabt, mehrere charakteristische Merkmale (Sklerenchymscheide um die Leitbündel, basal angeheftete Schuppen usw.) auszubilden und sich damit etwas weiter von seinen Stammverwandten zu entfernen.

Es sei der Behandlung der Gattung, soweit nach Herbarmaterial möglich, eine kurze vergleichende Betrachtung der Loxogrammearten angefügt. Ich bin dazu angeregt worden durch eine Anmerkung von Diels. Dieser spricht von schwach umgrenzten Nebenarten, deren Unterschiede durch konfuse Angaben der Autoren noch bedeutend erschwert sind. Tatsächlich habe ich ziemliche Differenzen bezüglich der zur Gattung gerechneten Arten in verschiedener Literatur angetroffen. Es werden im folgenden nur kurz die mir aufgefallenen Artunterschiede angegeben.

Loxogramme Blumeana, ein großer Farn, mit einfachem, dicken Blatt, dessen größte Breite dicht unterhalb der Spitze liegt. Diese ist daher nur kurz, manchmal beim sterilen Blatt stumpf. Die Blattnervatur zeigt reichlich Anhänge in den Maschen. Die Sori stehen sehr dicht, sie folgen den Nerven von der Mittelrippe bis fast ganz zum Rand. Mit der Mittelrippe bilden sie meist einen Winkel von etwa 30°. Es sind langgestreckte, aber nicht sehr dicke Coenosori. Das Rhizom von L. Blumeana enthält meist 8—12 Teilstelen. Die im wesentlichen nur auf Größenunterschieden beruhende Abtrennung von L. avenia, wie sie Presl durchführt, ist, wie schon auch Rosenburgh und andere festgestellt haben, unberechtigt. Anatomische Unterschiede

irgendwelcher Art bestehen zwischen beiden Arten nicht, so daß man mit Recht L. avenia als Varietät von L. Blumeana ansehen kann.

L. grandis, eine L. Blumeana sehr nahestehende Art mit meist langem, ihr als einziger Loxogrammeart eigenen Blattstiel. In diesem sind die reichlich vorhandenen Leitbündel (10—12) nicht in einer Reihe wie üblich, sondern hufeisenförmig angeordnet. Auf Grund dieser Merkmale läßt sich diese Art, deren Sorusbildung sonst ganz der von L. Blumeana gleicht, gut abtrennen.

L. involuta. Bei diesem Farn kann man die Herkunft der linienförmigen Coenosori aus den häufig auftretenden Einzelsori noch ganz gut beobachten. Der Blattrand ist schwach eingerollt. Die Nervatur bildet nur wenige freie Nervenenden in den Maschen aus. Letztere beiden Merkmale unterscheiden diese Art von der sehr nahestehenden L. Blumeana. Beide Arten kommen nebeneinander in Indien vor.

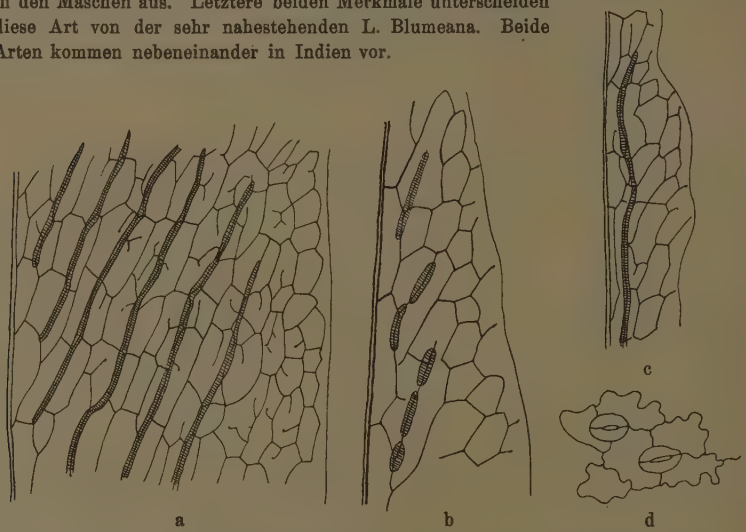


Fig. 18. Blattnervatur und Sorusanordnung von: a Loxogramme Blumeana; b L. involuta; c L. parallela; d Spaltöffnung von L. Blumeana. Bei L. involuta ist der Zerfall in Einzelsori deutlich.

L. spathulata. Diese Art, bei Christensen noch unter den Selligueen angeführt, ist von Copeland mit Recht zur Gattung Loxogramme gestellt worden. Eine kleine Pflanze mit charakteristischer, nach unten spatenförmig verbreiterter Blattform. Das kleine Blatt hat eine durchschnittliche Länge von 6—12 cm. Seine größte Breite kurz unterhalb der Spitze beträgt 1,2 cm. Die den Nerven folgenden Sori können ausnahmsweise so dick werden, daß bei manchen Blättern die Sporangien die ganze obere Blatthälfte völlig zu besetzen scheinen.

L. perakense wurde von Rosenburgh zuerst als Loxogrammee beschrieben. Die Blattform ist lanzettlich und ähnelt sehr der von L. lanceolata. Eine Verwechslung ist aber auf Grund der Sori nicht möglich. Diese sind verhältnismäßig kurz und nicht sehr dick. Sie stehen im Gegensatz zu L. lanceolata dem Rande sehr genähert und schräg gegen die Mittelrippe gerichtet (Winkel 20°). An diese reichen

sie jedoch nie heran, sondern lassen immer einen Zwischenraum. Außerdem sind die kleinen Sori hier im Gegensatz zu den übrigen Loxogrammeen schwach, aber deutlich eingesenkt.

L. lanceolata. Dieser Farn hat ein, wie ja schon der Name besagt, typisch-lanzettliches Blatt. Die Sori sind nicht sehr lang, aber sehr dick. Von der Mittelrippe ausgehend, etwa einen Winkel von 15° mit ihr bildend, sind sie schräg gegen den Rand gerichtet. Sie enden aber stets ein größeres Stück von diesem entfernt. Teilweise können die Sori auch fast parallel zur Mittelrippe laufen. Das bringt diese Art in Beziehung zur folgenden, der von Copeland aufgestellten

L. parallela. Hier laufen die Sori auf dem ebenfalls lanzettlich-schmalen Blatt fast immer der Mittelrippe völlig parallel. Häufig verschmelzen mehrere von ihnen miteinander, so daß rechts und links von dieser zwei Soruslinien entstehen. Die mir vorliegenden Exemplare wiesen meist einen deutlich fein gewellten Blattrand auf. Rosenburgh stellt L. parallela mit unter L. lanceolata. Tatsache ist, daß beide Arten sich nicht immer scharf trennen lassen. Es sind Übergänge vorhanden. Meiner Ansicht nach wäre die beste Lösung die, unter der Art L. lanceolata eine Varietät „parallela" abzutrennen und zu letzterer eben nur die Exemplare mit völlig der Mittelrippe parallel laufenden Sori zu rechnen. Eine eben erwähnte Übergangsform stellt nach meinen Untersuchungsergebnissen (Fig. 18)

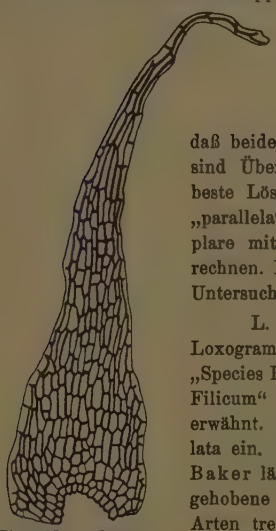


Fig. 19. Rhizomschuppe von Loxogramme lanceolata.

L. mexicana dar. Diese Art ist von Fée erstmalig als Loxogrammee beschrieben worden. Bei Hooker ist sie in „Species Filicum" als Gymnogramme salvinii, in der „Synopsis Filicum" von Hooker-Baker als Gymnogramme mexicana erwähnt. Sie ordnet sich wohl am besten mit zu L. lanceolata ein. Schon ein Vergleich beider Diagnosen bei Hooker-Baker läßt die Ähnlichkeit erkennen. Der hier so hervorgehobene Unterschied der Schuppen besteht nicht. Bei beiden Arten treten etwas breitere oder schmälere Schuppen gleichzeitig auf (Fig. 19). Es besteht im Gegenteil eine für eine Vereinigung sprechende große Übereinstimmung in der Schuppenausbildung bei L. mexicana, L. lanceolata und L. parallela. Die Sori von L. mexicana laufen entweder zu Soruslinien verschmolzen der Mittelrippe parallel, oder sie stehen einzeln und sind schräg gegen sie gerichtet. Wie schon im Namen liegt, tritt L. mexicana in Mittelamerika auf. Eine Tatsache, die, wenn nicht im Vergleich zu anderen Formen besondere kennzeichnende Merkmale damit verbunden sind, allein nicht als Artcharakteristikum gelten kann.

VII. Abschnitt: **Die Gattung Dictyopteris.**

„Dictyon" heißt auf griechisch „das Netz". Auf Grund der Netznervatur und der indusienlosen Sori hat Presl die Gattung Dictyopteris aufgestellt. Der Autor gibt darunter vier Arten an: D. attenuata, D. makrodonta, D. pteroides und D. irregularis. Wie es sich später

erwiesen hat, gehört D. attenuata nicht mit zu den übrigen Arten, sondern ist, wie dies schon Diels tut, und wie auch meine nochmalige Prüfung ergab, zu Pleopeltis zu stellen. Fällt diese Art weg, so sind im Laufe der Zeit dafür mehrere Formen neu in die Gattung Dictyopteris eingeordnet worden. Mir lagen im Münchner Herbar 11 Arten vor. Zum Vergleich habe ich bei verschiedenen von ihnen das Leipziger Herbarium Kuntzii mit herangezogen. Über die Verwandtschaft der Gattung werden verschiedene Angaben gemacht. Presl glaubt Beziehungen zu Pleopeltis zu sehen, eine Annahme, die aber nur für D. attenuata= Pleopeltis Brownii zu Recht besteht. Mettenius und Fée ordnen Dictyopteris unter Phegopteris ein. Zu Phegopteris stellen sie alle die Arten, die von Aspidium durch Fehlen eines Indusiums unterschieden sind.

Nach meinen Untersuchungen besteht kein Zweifel, daß Dictyopteris sich von Aspidium herleitet. Der Schritt zu indusienlosen Sori ist bei letzterer Gattung wiederholt getan worden, so daß Dictyopteris sich nicht mono-, sondern polyphyletisch aus ihr herausentwickelt hat. Die Dictyopterisarten sind deshalb, was den Grad ihrer Netznervigkeit und verschiedene anatomische Merkmale anbelangt, nicht ganz einheitlich. Ich konnte deutlich mehrere enger zusammengehörige Gruppen, die sich an verschiedenen Stellen an ebenfalls maschenausbildende Aspidien ansetzten, unterscheiden.

Zunächst sind als sich sehr nahestehend die von Presl zur Gattung gestellten Arten anzusehen. Eine Untersuchung von D. irregularis, D. makrodonta und D. pteroides ergab folgendes:

Die Pflanzen besitzen ein kriechendes Rhizom mit dichtem Schuppenbesatz. Die Schuppen sind lanzettlich, an der Basis angeheftet und ohne verdickte Wände. Sie ziehen sich noch einige Zentimeter am Blattstiel hoch. Der Rhizomquerschnitt ist rund. In seinem Inneren finden sich kreisförmig angeordnet 10—16 Teilstelen. Diese haben noch keine braunen Inhalt führende Scheide (nur die Endodermis ist schwach verdickt). Dafür treten aber im Rhizom reichlich schwarze Sklerenchymnester auf. In dem wohl ausgebildeten Blattstiel trifft man nahe seiner Basis zwei größere und zwei kleinere Leitbündel an. Diese teilen sich sehr rasch, so daß ich auf etwas weiter oben geführten Querschnitten 15 Bündel vorfand. Schwarze Sklereidennester fehlen völlig. Der Stielquerschnitt ist, da der Blattstiel Furchen aufweist, gelappt. In den Furchen sitzen kleine Drüsenhaare (Fig. 20). Die Blattspreite ist einfach, an der Basis doppelt gefiedert. Die Primärfiederchen sind tief fiederschnittig. Bei D. makrodonta trifft man zwischen den nicht getrennten Sekundär-

fiederchen häufig ein kleines Zähnchen an. Die Nervatur ist bei allen drei Formen am sterilen Blatt völlig, am fertilen vorwiegend, aber nicht immer ganz geschlossen. Die Maschen schließen sehr selten freie Anhänge ein. Die kleinen, runden, indusienlosen Sori sind bei D. pteroides auf den Rand beschränkt. Bei D. irregularis sitzen sie meist unregelmäßig auf der ganzen Fläche verteilt. Bei D. makrodonta sind sie vorherrschend zu Reihen angeordnet. Auf der Blattunterseite finden sich in gewellter Epidermis reichlich Spaltöffnungen mit einer Vorzelle. Neben den kleinen üblichen Drüsenhaaren kommen auf dem Blatt, besonders an den Rippen und am Blattrand, vereinzelt drei- bis fünfzellige braune Drüsenhaare vor. Am Sporangium werden 2 ziemlich breite

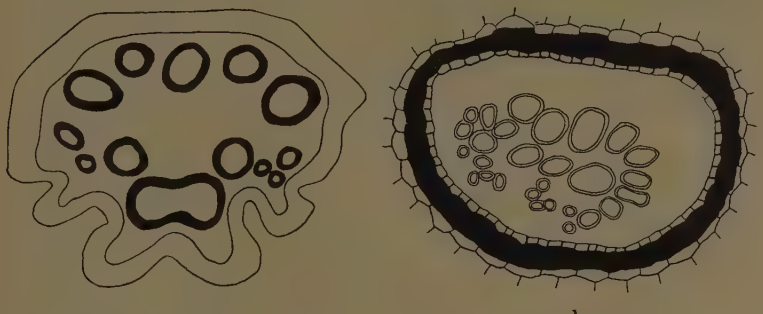
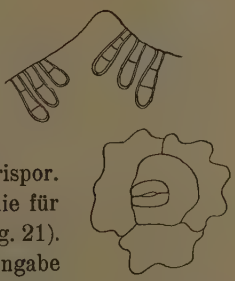


Fig. 20. Dictyopteris macrodonta: a Blattstielquerschnitt; b Blattstielbündel stärker vergr.; c Haare am Blattstiel, Spaltöffnung.



Stomiumzellen, 3 Epi-, 3 Hypo- sowie 14—15 Anuluszellen ausgebildet. Die Sporen sind dorsiventral und haben ein deutliches, lappiges Perispor. Der Sporangienstiel ist lang, und an ihm treten die für Aspidium charakteristischen Drüsenhaare auf (Fig. 21). Besonders wichtig erscheint mir noch folgende Angabe von J. Smith, D. irregularis betreffend: „In cultivated plants of D. irregulare a very minute indusium was observed in the early stage of the sori, but as the sori increased in size it left no trace of its having been present.“ Mir war es an dem vorliegenden Herbarmaterial nicht möglich, ein Indusium zu entdecken. Es handelt sich nun darum, die Ableitung dieser drei Formen etwas näher festzulegen. Zu diesem Zwecke wurden mehrere Aspidien untersucht. Als Ergebnis kann eine sehr enge Zugehörigkeit obiger drei Arten zu

Aspidium cicutarium angegeben werden. Alle wesentlichen Merkmale stimmen überein: die weitgehend geschlossene Nervatur, Rhizom und Blattbau, sowie die Ausbildung der Sporangien und Sporen. Bei Aspidium cicutarium wird aber immer ein Indusium ausgebildet. Nach den Angaben von Smith schließt sich D. irregularis mit zeitweiligem Indusium besonders eng an. D. makrodonta und D. pteroides sind dann, was den Verlust des Indusiums betrifft, als etwas weiter fortgeschritten zu betrachten.

Abb. 21. Sporangium mit Drüsenhaar von Dictyopteris irregularis.

Von den obigen drei Formen sind Dictyopteris chattigrammica und D. tenerifrons durch ihre beim sterilen Blatt am Rande offene Nervatur unterschieden (das fertile Blatt zeigt bei D. chattigrammica häufig sogar weitgehend offene Nervatur). Hand in Hand gehen andere kleine charakteristische Unterschiede. Es treten im Rhizom nur wenige Bündel (5—6) ohne Scheide auf. Sklerenchymnester sind reichlich vorhanden. An der Blattstielbasis trifft man drei Leitbündel an, die den Stiel, meist ohne sich weiter zu teilen, ganz durchziehen. Sie sind manchmal gar nicht, meist aber von einer nur sehr schwachen Scheide umgeben. Dafür treten aber bei D. chattigrammica vereinzelt schwarze Sklereidennester im umgebenden Parenchym auf. Außen ist der gefurchte Blattstiel ziemlich reichlich mit Haaren besetzt. Die Blattspreite ist insgesamt mehr oder weniger dreieckig. An der Spitze oft nur fiederspaltig, werden nur die basalen Fiedern deutlich abgegliedert. Letztere sind gefördert und wiederum fiederspaltig. Verschiedentlich kann bei D. chattigrammica das fertile Blatt viel schmaler als das sterile ausgebildet sein. Die Sori sind in Reihen rechts und links der Sekundärnerven angeordnet. Drüsenhaare am Sporangienstiel sind vorhanden. Bei D. chattigrammica, von der Clarke sagt: „sori naked, medial or terminal on the veins“, und sie deshalb von Aspidium membranifolium abtrennt, habe ich deutlich Reste eines wahrscheinlich gefransten Indusiums finden können. Bei D. tenerifrons treten Indusiumrudimente nie mehr auf. Beide Arten sind deutlich in Beziehung zu Aspidium

membranifolium zu bringen, von der D. chattigrammica sogar nur eine sich nach Dictyopteris hin entwickelte Varietät darstellt.

Von D. hemiteliiformis lag mir neben älteren Herbarexemplaren auch ein frisch von Boitenzorg geschicktes Teilexemplar vor. Alle konnten als gut übereinstimmend befunden werden. Das Blatt von D. hemiteliiformis ähnelt äußerlich etwas dem von D. irregularis. Es ist einfach gefiedert. Die Primärfiedern sind tief fiederspaltig. In bezug auf die Nervatur liegen Unterschiede zwischen beiden Arten vor. D. hemiteliiformis bildet nur sehr wenige Maschen rechts und links der Sekundärnerven aus. Im übrigen ist die Nervatur offen. In dem gefurchten Blattstiel verlaufen 15 Leitbündel, 3 davon sind besonders groß. Die auf die schwach verdickte Endodermis folgende Schicht weist nur wenig braunen Inhalt auf. Die Scheide ist also schwach entwickelt. Die Sori sitzen an den meist freien Nervenenden, eine Reihe zu beiden Seiten des Mittelnerven der Sekundärfiederchen bildend. An den Sporangienstielen sitzen Drüsenhaare mit großen Drüsenköpfen. Auf der Blattunterseite treten vereinzelt braune Drüsenhaare auf. Ein Indusium habe ich nicht finden können. Als Stammform von D. hemiteliiformis kann mit Recht auf Grund wesentlicher Übereinstimmung Aspidium Leuzeanum aufgefaßt werden. Von letzterer Art gibt Christ an: „Indusium kreisrund, herzförmig, meist fehlend.“ Diels beschreibt das Indusium als sehr hinfällig. Der bei Aspidium Leuzeanum häufig festzustellende Mangel des Indusiums ist bei D. hemiteliiformis zum charakteristischen Merkmal geworden.

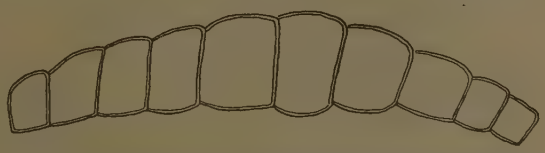


Abb. 22. Rhizomschuppe von Dictyopteris labrusca im Querschnitt.

Dictyopteris labrusca ist eine Art, die von Rosenburgh zu Dictyopteris gestellt worden ist. Sie besitzt ein aufrechtes Rhizom mit reichlich Sklereidennestern im Inneren (Fig. 22). Eine Scheide um die Leitbündel fehlt. An der Blattbasis fand ich drei Einzelbündel vor. Ihre Scheide betreffend, konnte ich folgende, hier etwas näher ausgeführte interessante Beobachtung machen. An der Basis waren die Bündel scheidenlos. Dafür waren einige dicke schwarze Nester vorhanden. Schneidet man nach und nach etwas weiter nach oben, so sieht man, wie diese Nester sich den Bündeln anlegen und so eine zunächst noch sehr unregelmäßige, weiter oben sich aber bezüglich ihrer Dicke ausgleichende

Scheide um sie bilden. In der Mitte des Stieles traf ich sieben dick umscheidete Teilstelen an (Fig. 23). Das Blatt von D. labrusca ist ein-

Fig. 23. Dictyopteris labrusca: Entwicklung der Bündelscheiden (geschnitten von der Blattbasis aus).

fach herzförmig, im Gegensatz zu allen übrigen Arten. Die Nervatur ist fast völlig geschlossen. Fast alle Maschen haben in ihrem Innern freie, nach allen Richtungen strahlende Nervenendigungen eingeschlossen. Auf der Blattfläche treten wieder längere, braune Drüsenhaare auf. Die kleinen Sori sind in teils regelmäßigen, teils unregelmäßigen Reihen parallel der deutlich hervortretenden Sekundärnerven angeordnet. Ich habe an ihnen deutlich Reste eines Indusiums, wie übrigens Copeland schon angibt, finden können. Am Sporangienstiel sitzen lange Drüsenhaare. D. labrusca läßt sich mühelos an Aspidium ternatum anschließen.

D. Barberi findet ihren Anschluß an Aspidium Burchardii. Beide Formen kommen auf Sumatra vor und stimmen, ganz abgesehen vom äußeren Habitus, der fast völlig gleich ist, bis auf das bei Asp. Burchardii vorhandene, bei D. Barberi fehlende Indusium vollkommen überein. Ein Querschnitt, einige Zentimeter oberhalb der Basis, zeigt schwach umscheidete Leitbündel verschiedener Größe. Sie sind dem Rande sehr genähert. Die Blattspreite ist einfach gefiedert. Der Rand der Primärfiederchen zeigt Anfänge von Fiederspaltigkeit, die an der Basis besonders deutlich hervortritt. Clarke und, wahrscheinlich von diesem übernommen, Rosenburgh geben „1—4 pairs of pinnae“ an. Nach den mir vorliegenden Exemplaren ist 4 die häufigst auftretende Fiederchenzahl, daneben können aber noch mehrere ausgebildet werden. Die Nervatur ist geschlossen. Es kommt zur Ausbildung von ziemlich gleichmäßigen Maschen, in die reichlich freie, teilweise wiederum verzweigte Nervenenden hineinragen. Die Sori sind teils unregelmäßig, teils in Reihen zu beiden Seiten der Sekundärnerven jedes Primärfiederchens angeordnet. Sowohl bei D. Barberi, als bei Asp. Burchardii fehlen Drüsenhaare am Sporangienstiel. Anfänge eines Indusiumverlustes bei Asp. Burchardii oder Indusienreste bei D. Barberi habe ich nicht feststellen können. Trotzdem besteht über ihre enge Zusammengehörigkeit kein Zweifel.

Bei Untersuchung von Dictyopteris ambigua und D. subaequalis fiel mir die große Übereinstimmung beider Formen auf. Beide besitzen eine am Rande offene Nervatur. Das Blatt ist einfach gefiedert, die Einzelfiedern sind wiederum tief fiederspaltig. Es treten auf der Blattunterseite längere, braune Drüsenhaare auf. Der Blattstiel ist lang und ebenfalls deutlich mit dünnen, braunen Drüsenhaaren besetzt. 10—15 verschieden große, umscheidete Leitbündel durchziehen ihn. Das Rhizom ist kriechend. In seinem Inneren fehlen Sklereidennester. Die 12 vorhandenen Bündel sind ebenfalls nur schwach umscheidet. Die Einzelsori sind in Reihen zu beiden Seiten der Tertiärnerven angeordnet. Sie sind indusienlos. An den Sporangienstielen kommen weder bei D. subaequalis noch bei D. ambigua Drüsenhaare vor. Auch ein Vergleich der Diagnosen bei Rosenburgh läßt wesentliche Unterschiede nicht erkennen. Nach Material aus München und Berlin zu schließen, ist der Blattstiel bei D. ambigua ebenfalls behaart und nicht, wie Rosenburgh angibt, völlig nackt. Ein Vergleich am Standort zwecks genauer Unterschiedsangabe (eventuell Zusammenschluß beider Arten zu einer) wäre erwünscht. Verwandtschaftlich habe ich trotz Untersuchung aller mir zur Verfügung stehenden Aspidien des Münchner Herbars keine näheren Beziehungen beider Formen zu irgendeiner Aspidiumart feststellen können. Ihre wenig entwickelten Leitbündelscheiden und ihre am Rande offene Nervatur lassen sie noch am ehesten in die Nähe von D. chattigrammica stellen. Engere Verwandtschaft besteht jedoch nicht (Fig. 24).

Auf Grund der, wie sich aus obigem ergeben hat, nahen Zusammengehörigkeit der Aspidien und Dictyopteriden läßt sich das Vor-

gehen von Diels, die Gattung Dictyopteris völlig aufzuheben und alle ihre Arten unter Aspidium einzuordnen, rechtfertigen. Besonders auch die polyphyletische Herleitung der Gattung Dictyopteris und das Auftreten von

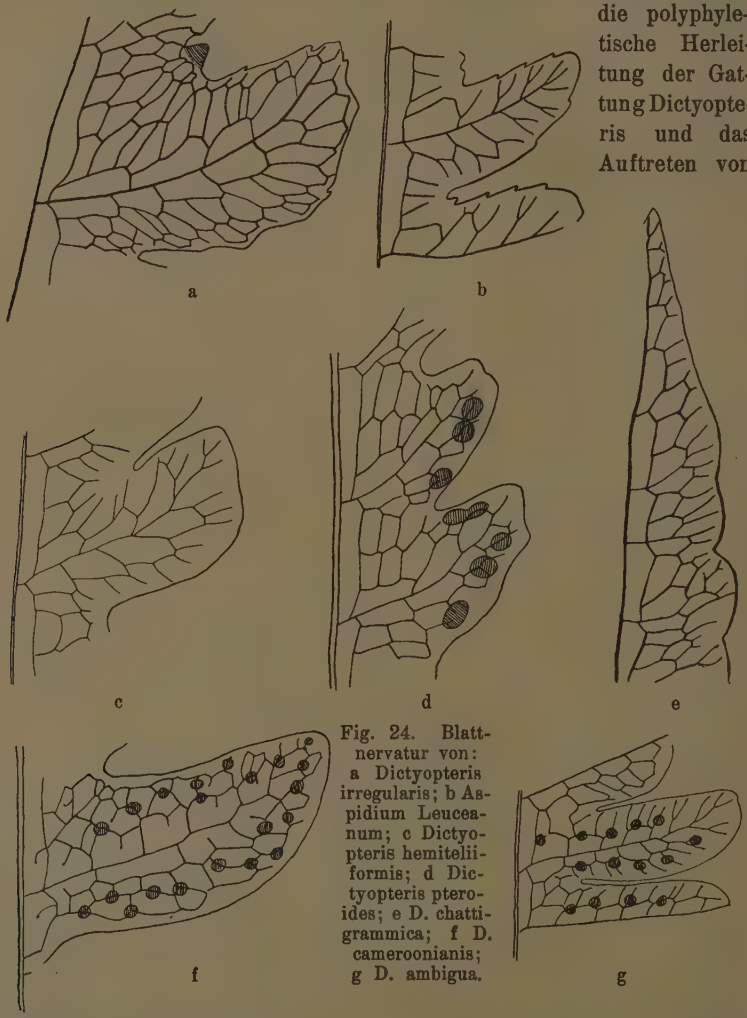


Fig. 24. Blattnervatur von: a Dictyopteris irregularis; b Aspidium Leuceanum; c Dictyopteris hemitelioformis; d Dictyopteris pteroides; e D. chattigrammica; f D. cameroonianis; g D. ambigua.

Übergangsformen mit rudimentärem Indusium sprechen für die Einbeziehung.

Rosenburgh und andere Autoren nehmen eine solche Einordnung nicht vor. Ich möchte mich ihnen anschließen. Die Dic-

tyopteriden haben sich betreffs des Indusiumverlustes und damit oft verbundener, allerdings auch schon bei Aspidien auftretender Anastomose der Nerven doch aus den Aspidien heraus entwickelt. Überall da, wo diese Entwicklung schon so weit fortgeschritten ist, daß ein Indusium nicht mehr oder nur kurze Zeit und dann oft noch in rudimentärer Form ausgebildet wird, kann ich diese betreffenden Arten nicht mehr als typische Aspidien ansehen. Ich möchte dieser Frage hier jedoch nicht allzu großes Gewicht beilegen. Ihre Beantwortung bleibt eben doch mehr oder weniger dem Empfinden des einzelnen Systematikers überlassen. Für mich kam es hier hauptsächlich darauf an, auf den mit wenigen Ausnahmen klar erweisbaren Zusammenhang zwischen den verschiedenen indusienlosen Dictyopterisarten und den indusientragenden Aspidien hinzuweisen.

VIII. Abschnitt: **Die Gattung Triphlebia.**

Bakers Diagnose dieser Gattung lautet folgendermaßen: „Sorus secus venas decurrens, receptacula centrali lineari elevato praeditus, involucri valvis 2 oppositis aequilongis angustis membranaceis e venis contiguis parallelis ortis praeditus, margine inferiori ad venam diu adnato, margine superiori soro expanso libero". Zu dieser Diagnose gibt er noch folgende Bemerkung: „This differs from Scolopendrium and agrees with Diplora in the presence of a prominent receptacle running down the centre of the sorus." Christ übernimmt die Bakersche Beschreibung vollkommen. Diels ebenfalls. Letzterer macht dazu noch die Anmerkung: „Diese Gattung nehme ich auf Bakers Autorität hin, ohne selbst genügendes Material gesehen zu haben; jedenfalls ist ihre Selbständigkeit nicht gesichert, bevor eingehendere Untersuchungen über den Bau des Sorus und der Indusien vorliegen."

Diese eingehenderen Untersuchungen sollen hier gegeben werden. Mir standen Exemplare von Triphlebia longifolia var. pinnata und Tr. linza zur Verfügung. Vergleichsweise wurden Phyllitis D'Urvillei und Ph. schizocarpa, sowie Asplenium epiphyticum geprüft. Beginnen wir mit der Untersuchung der typischen Triphlebien, so ergibt sich folgendes:

Das Rhizom ist langgestreckt, ziemlich dünn und kriechend. Schuppen sind nur vereinzelt daran vorhanden. Sie sind an der Basis angeheftet und haben deutlich verdickte Wände. Ganz vereinzelt trifft man sie auch am Blattstiel an. Der Rhizomquerschnitt zeigt ein einfaches Stelensystem. Es verläuft im Inneren eine Siphonostele. Sie wird von einer Endodermis mit Casparystreifen umgeben. Die auf

letztere folgende Schicht ist schwach verdickt und zeigt häufig, aber nicht immer, schwarzbraunen Inhalt. Auch das von der Stele umschlossene Gewebe kann schwarz imprägniert sein. Schwarze Sklereidennester fehlen. Außen wird das Ganze von einem dunkel gefärbten Sklerenchymring umgeben. Charakteristischerweise sind die den Querschnitt nach außen abschließenden 3—4 Zellreihen dieses Ringes im Gegensatz zu den übrigen nur noch ganz schwach oder gar nicht mehr verdickt. Die Siphonostele gibt zwei von schwacher brauner Inhaltscheide umgebene Bündel an den Blattstiel ab. Letztere beiden verschmelzen sehr bald. Die Stiellänge beträgt durchschnittlich 10—15 cm. Der Querschnitt ist auf einer Seite etwas abgeflacht. Das Rindengewebe ist dünn, es schließt daran wieder ein Sklerenchymring an. Außen wird der Blattstiel, wie das Rhizom, von 3—4 dünnen Schichten umgeben. Von Tr. longifolia var. pinnata lagen mir einfach gefiederte, sterile und langgestreckte, einfache fertile Blätter vor. Der Rand der letzteren ist häufig unregelmäßig lappig ausgebildet. Die Blätter von Tr. linza sind alle langgestreckt, ungefiedert und nicht sehr breit (Länge 56 cm, Breite 4 cm). Die Blattextur ist dünn bis halbledrig. Die Blattoberseite zeigt eine gewellte Epidermis. Es kommen auf ihr 2—3zellige Drüsenhaare vor. Die Epidermis der Blattunterseite ist ebenfalls gewellt. In ihr finden sich reichlich Spaltöffnungen mit einer Vorzelle. Charakteristisch sind neben den zweizelligen Drüsenhaaren auf der Blattunterseite auftretende verzweigte Gebilde. Sie stellen meiner Ansicht nach Mittelbildungen zwischen Schuppen und Drüsenhaaren dar. Teils sind sie 4—5fach, teils weniger verzweigt und braun imprägniert. Die Nervatur ist einfach offen gabelig. An den langgestreckten Gabelästen sitzen, etwa gleich weit von Rand und Mittelrippe entfernt, die langgestreckten Sori (Fig. 25). Ebenfalls am Nerv angeheftet sind die Indusien. Von zwei aufeinander folgenden Sori sind sie gegeneinander gekehrt und öffnen sich entgegengesetzt. Das eine schlägt sich nach der Blattspitze, das andere nach der Blattbasis zu zurück. Im nicht zurückgeschlagenen Zustande treffen ihre Ränder in der Mitte des Zwischenraums zwischen zwei Gabelästen zusammen. An dieser Stelle hat die Blattlamina eine schwellenartige Erhebung, einen Scheinnerv ausgebildet, der aber nicht von einem Leitbündel durchzogen wird. Die langgestielten Sporangien je zwei gegeneinander gekehrter Sori reichen von ihrem Ursprungsnerven aus ebenfalls bis zu dieser Schwelle hin (Fig. 26). Bei oberflächlicher und den Querschnitt unbeachtet lassender Betrachtung kann man wohl zu der Ansicht kommen, daß die Sporangien an dieser Laminabildung angeheftet seien. Nur so ist die Bakersche Angabe

erklärlich. Die Sporangien der Triphlebien weisen 4—6 Stomium- und etwa 18 Anuluszellen auf. Epi- und Hypostomium fehlen. Die Sporen sind dorsiventral und haben ein deutliches, langstacheliges Perispor.

Für Phyllitis D'Urvillei gibt Baker an: „That is a true Scolopendrium without any central receptacle to the sorus." Eine vergleichende Untersuchung des Sorus hat ergeben, daß dieser sich bei Ph. d'Urvillei in keiner Weise von dem der oben beschriebenen Formen unterscheidet. Erwähnenswert ist höchstens noch, daß neben den typisch asplenoiden Soris manche Nerven noch nach beiden Seiten entwickelte, also aspidoide Sori zeigen. Es kommt dies aber selten vor (Fig. 27). Der übrige Bau, besonders der des Rhizoms und Blattstiels, stimmt ebenfalls völlig mit den Triphlebien überein.

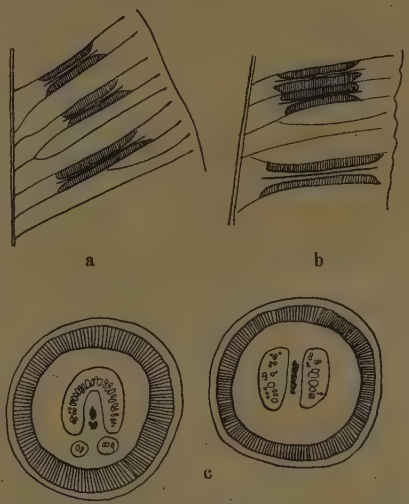


Fig. 25. a Teilstück eines fertilen Blattes von Triphlebia longifolia; b dasselbe von Phyllitis d'Urvillei; c Rhizomquerschnitte von Triphlebia longifolia.

Ph. schizocarpa weicht betreffs ihres Sorus nur insofern ab, als hier die Erhebung der Lamina in der Mitte zwischen zwei gegenüber-

Abb. 26. Triphlebia longifolia: zwei gegenüberliegende Sori im Querschnitt.

liegenden Soris fehlt. Im übrigen sind Sorus und sonstiger Bau aber in keiner Weise von den anderen Arten unterschieden.

Die Gattung Triphlebia besteht somit nicht mit Recht. Die zu ihr gestellten Arten unterscheiden sich weder im Sorus noch sonst von den

Phyllitisarten. Die Triphlebien sind deshalb mit unter die Gattung Phyllitis einzuordnen.

Was die Ableitung letzterer betrifft, so führt Copeland sie auf Grund ihres Sorus auf Asplenium epiphyticum zurück. Ich möchte mich dieser Ansicht hier nicht ganz anschließen. Es wurde Aspl. epiphyticum von mir untersucht. Ich konnte feststellen, daß es sich hier um eine typische Asplenine mit asplenoidem Sorus und akroskopem Indusium handelt. Die Sori der Phyllitisarten sind ebenfalls vorherrschend asplenoid. Im Gegensatz zu Asplenium sind aber ihre Indusien gegen-

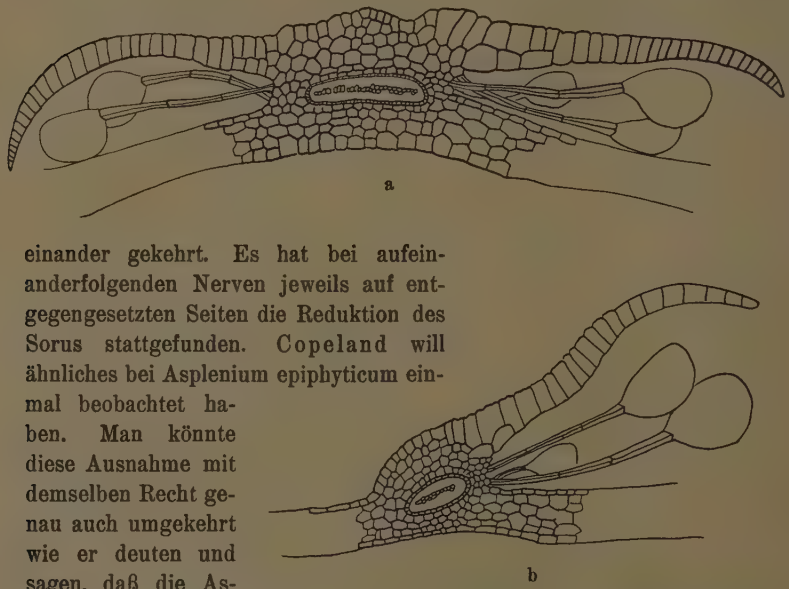


Fig. 27. Phyllitis d'Urvillei: a Sorus noch zu beiden Seiten des Nerven entwickelt; b Sorus nur noch an einer Seite des Nerven.

einander gekehrt. Es hat bei aufeinanderfolgenden Nerven jeweils auf entgegengesetzten Seiten die Reduktion des Sorus stattgefunden. Copeland will ähnliches bei Asplenium epiphyticum einmal beobachtet haben. Man könnte diese Ausnahme mit demselben Recht genau auch umgekehrt wie er deuten und sagen, daß die Asplenien aus Phyllitis heraus abzuleiten seien.

Meiner Ansicht nach haben sich weder die Phyllitisarten über Asplenium, noch Asplenium über Phyllitis entwickelt, sondern beide Gattungen stammen, was ihren Sorus betrifft, direkt von aspidoiden Formen ab. Phyllitis D'Urvillei kann dann auch, wie Copeland dies tut und wie zweifellos berechtigt ist, als „the most primitive species of Phyllitis" angesehen werden.

IX. Abschnitt: **Die Gattung Diplora.**

Wir haben es hier mit einer ebenfalls von Baker aufgestellten Gattung zu tun, deren Verhältnis zu Scolopendrium der Autor selbst folgendermaßen beurteilt: „The genus Diplora is allied to Scolopendrium, but the pairs of indusia instead of springing from contiguous veins and meeting in the interspace spring from both sides of the vein and hide it till they burst." Diels gibt betreffs der Sori eine sehr ähnliche Beschreibung: „Sori auf besonderem Rezeptakulum, das längs der Adern verläuft. Zwei Indusien an einer Ader befestigt und den Sorus bedeckend, sich gegeneinander öffnend." Dieser Ansicht schließt sich auch Christ im wesentlichen an. Genauer untersucht hat die Gattung nur Copeland. Er weist darauf hin, daß Diplora, ebenso wie Triphlebia, sich betreffs der Sorus- und der Indusienanordnung in keiner Weise von den übrigen Phyllitisarten unterscheiden.

Vom Berliner Herbar war mir ein Exemplar von Diplora integrifolia dankenswerterweise zur Verfügung gestellt worden. Neben genauer Betrachtung der Sorus- und Indusienverhältnisse lag mir auch daran, den sonstigen Bau der Pflanze zu prüfen und mit dem der Phyllitisarten zu vergleichen. Ich kam dabei zu folgenden Ergebnissen:

Die mir vorliegende, aus Neu-Guinea stammende Pflanze besitzt ein langes, kriechendes, schwach gedrehtes Rhizom. Der Schuppenbesatz ist sehr gering. An den vorhandenen Resten läßt sich erkennen, daß sie an der Basis angeheftet und clathrat sind. Der Rhizomquerschnitt ist auf der Unterseite etwas abgeflacht. Im Rhizominnern verläuft eine Siphonostele mit dickem Xylem- und schmalem Phloemteil. Sklereidennester oder eine Scheide sind nicht vorhanden. Der Querschnitt wird nach außen von 3—4 dünnen Zellreihen begrenzt. Unter diesen liegen mehrere stark verdickte und schwarz imprägnierte Zellschichten. Es werden vom Rhizom zwei Bündel an den Blattstiel abgegeben. Nach längerem getrennten Verlauf verschmelzen sie miteinander. Eine geschlossene Scheide um sie wird nicht ausgebildet. In der Schicht außerhalb der Endodermis kann man nur ab und zu dunklen Inhalt feststellen. Die Außenwand der Endodermis ist schwach verdickt. Während an der Stielbasis der ausgebildete Sklerenchymmantel noch nicht bis zur Stieloberfläche vordringt, sondern diese von 3—4 dünnen Zellreihen gebildet wird, erreicht er sie einige Zentimeter oberhalb der Basis. Es fällt also weiter oben der dünne Zellmantel weg. Die Länge des Stieles beträgt durchschnittlich 6—7 cm. Die Blattextur ist dünn. Die Blattspreite ist langgestreckt lanzettlich. Bei einer Länge

von 35 cm beträgt die Breite häufig nur 1,8 cm. Auf der Blattunterseite kommen in gewellter Epidermis Spaltöffnungen mit einer Vorzelle vor. Daneben treten auch hier die für Triphlebia und die übrigen Phyllitisarten charakteristischen verzweigten Haarbildungen auf. Die Nervatur ist einfach, offen gabelig. Die Sori sitzen längs der am Ende verdickten Nervenäste. Sie reichen von der Mittelrippe bis fast zum Rand. Jeder Sorus wird von einem am Nerv angehefteten Indusium bedeckt. Die Indusien je zwei aufeinanderfolgender Sori sind genau wie bei Phyllitis gegeneinander gekehrt. Niemals entspringen zwei von ihnen an einem Nerv. Ähnlich wie bei Phyllitis schizocarpa bildet die Blattlamina dort, wo die Indusienränder zusammentreffen, keinen

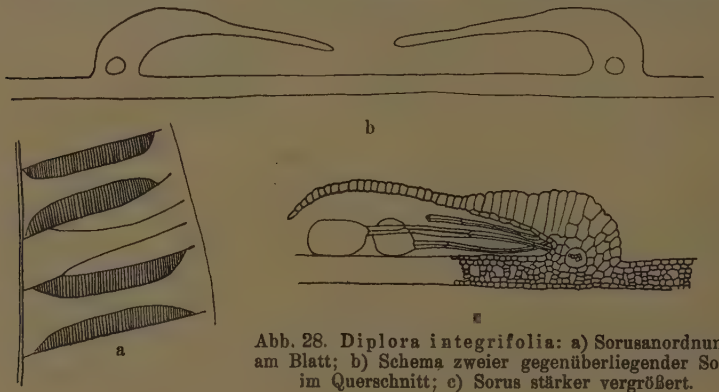


Abb. 28. Diplora integrifolia: a) Sorusanordnung am Blatt; b) Schema zweier gegenüberliegender Sori im Querschnitt; c) Sorus stärker vergrößert.

parallel dem Sorus laufenden Scheinnerv aus. Phyllitis schizocarpa läßt sich aber auf Grund der viel breiteren Blattspreite gut von Diplora unterscheiden (Fig. 28).

Diplora sehr ähnliche, schmale Blätter bildet Ph. D'Urvillei aus, doch habe ich bei ersterer niemals Rudimente einer Fiederung beobachten können.

Nach alledem braucht wohl kaum noch betont zu werden, daß die Gattung Diplora, auf nicht vorhandene Merkmale gegründet, aufzuheben ist, und die ihr eingeordneten Arten zur Gattung Phyllitis zu stellen sind.

X. Abschnitt: **Die Gattung Diplaziopsis.**

Man hat nach Angaben von Diels diese Gattung auf Grund „ihres allseitig angewachsenen, zuletzt in der Mitte sich unregelmäßig öffnenden Indusiums" von Diplazium getrennt. Es ist Diplaziopsis

ursprünglich unter dem Namen „Allantodia“ von Wallich beschrieben worden. Letzterer gibt in der Tat ein auf beiden Seiten angeheftetes Indusium als charakteristisch für sie an. Presl hat später Allantodia Brunonis und Hemidictyon marginale unter die Gattung Hemidictyon vereinigt. Mettenius stellt die beiden letztgenannten Arten unter die Gattung Asplenium. Diels führt heute mit Recht Hemidictyon marginale unter Diplazium an. H. Brunonis = Allantodia Brunonis glaubt er, wie schon erwähnt, auf Grund des Indusiums nicht hier zugehörig und trennt sie als Diplaziopsis javanica ab.

Mir lag letztgenannte Art zur Untersuchung vor. Es handelt sich um eine in Indien, auf den Sunda-Inseln und Neukaledonien ziemlich verbreitete Pflanze. Sie besitzt ein kriechendes, dickes Rhizom mit nicht sehr reichlichem Schuppenbesatz. Die Schuppen sind sehr groß, an der Basis angeheftet und mit dünnen Wänden ausgestattet. Im Rhizominneren ist eine Dictyostele ausgebildet (6 Teilstelen). Die Wände der Siebzellen sind häufig braun imprägniert. Die Endodermis ist schmal und mit Casparystreifen versehen. Im übrigen weist sie keinerlei Verdickung auf. Eine inhaltführende Bündelscheide ist nicht vorhanden. Auch Sklereidennester fehlen. Am Rande sind die Rindenzellen häufig etwas verdickt und schwarz imprägniert. An der Stielbasis finden sich 2 3-förmig gekrümmte Leitbündel vor, die vor Eintritt in die Blattspreite zu einem, dann hufeisenförmigen, verschmelzen. Auch sie sind scheidenfrei. In der Rinde wird ein dicker Sklerenchymring ausgebildet. Die drei äußersten Rindenschichten, einschließlich der Epidermis, bleiben häufig unverdickt. Die Länge des Blattstiels beträgt durchschnittlich 31 cm. Die große Blattspreite ist einfach gefiedert. Die Länge eines mittleren Primärfiederchens beträgt 7 cm, seine größte Breite 4½ cm. Die Blattunterseite weist in einer dünnen, gewellten Epidermis reichlich Spaltöffnungen mit einer Vorzelle auf. Vereinzelt kommen kleine zweizellige Drüsenhaare vor. Die Epidermis der Blattoberseite ist kaum gewellt, Behaarung habe ich nicht angetroffen. Die Nervatur ist geschlossen. Rechts und links des Hauptnerven zweigen sich langgestreckte Gabeläste ab. Diese anastomosieren nach dem Rande zu. Es entstehen dadurch neben den an die Rippe anschließenden langgestreckten Maschen vorherrschend noch zwei Reihen kleinerer Maschen. Ab und zu freibleibende Nervenendigungen am Rande sind zu dicken Hydathoden angeschwollen. Die, um mit Wallich zu sprechen, wurstförmigen Sori sitzen bis auf eine aufgefundene Ausnahme, wo beide Gabeläste fertil waren, nur an einem von diesen, und zwar immer an dem der Spitze zu liegenden. Die Sori sind nicht sehr

langgestreckt und nehmen nur einen Teil des Gabelastes ein. Ihr Indusium ist, wie eingehende Untersuchung ergab, entgegen der herrschenden Ansicht nur an einer Seite angeheftet. Sein nach der Blattspitze gekehrter Rand ist nicht befestigt, sondern nur weit um den Sorus herum eingeschlagen. Er schiebt sich unter die langgestielten Sporangien und wird von diesen gegen die Blattepidermis angepreßt (Abb. 29). Bei der Sporangienreife kann ein Zurückschlagen infolge des weiten Umschlags schlechter erfolgen als bei anderen Arten mit etwas kürzerem Indusium. Es tritt daher hier häufig ein Zerreißen des letzteren ein. Ich habe aber auch Sori angetroffen, bei denen es unbeschädigt zurück-

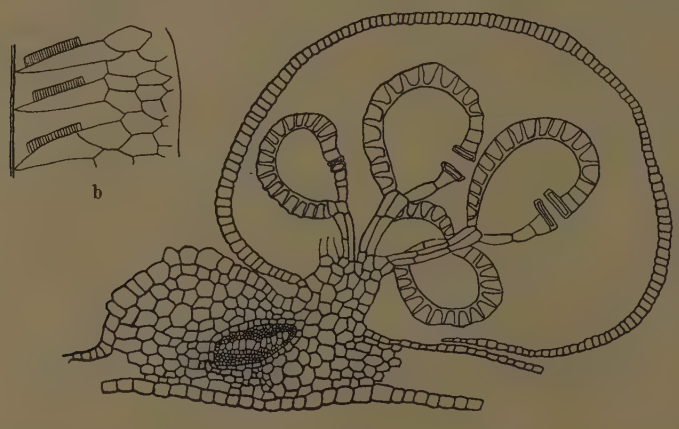


Abb. 29. Diplaziopsis javanica: a) Sorusquerschnitt; b) Nervatur und Sorusanordnung.

geschlagen war. Daß wirklich auf der einen Seite ein freier Rand vorhanden ist, kann man an einem jüngeren Sorus leicht dadurch feststellen, daß man mit einer feinen Nadel darunter fährt und das Indusium ohne Zerreißen vorsichtig zurückklappt. Im übrigen gibt ein Sorusquerschnitt über den Indusiumbau klaren Aufschluß. Die Sporangien von Diplaziopsis javanica haben vorherrschend 2 langgestreckte Stomiumzellen, 2—3 Epi- und 2—3 Hypo-, sowie 14 Anuluszellen ausgebildet. Die Sporen sind dorsiventral und haben ein deutlich lappiges Perispor.

Vergleichsweise wurden Diplazium marginale und D. heterophlebium zur Untersuchung mit herangezogen. Es ergab sich, daß sie in allen wesentlichen Merkmalen mit Diplaziopsis übereinstimmten. Für

Diplazium marginale konnte als unterscheidend in der Hauptsache der am Blattrande entlang laufende, alle Maschen gemeinsam nach außen schließende Marginalstrang und ein nicht ganz so weit wie bei Diplaziopsis um den Sorus herumgeschlagenes Indusium angesehen werden. Diplazium heterophlebium ist, was die Nervatur und Sorusbildung anbelangt, noch nicht so weit wie die beiden übrigen Arten fortgeschritten. Es werden hier neben asplenoiden Soris noch häufig die für Diplazium charakteristischen, zu beiden Seiten des Nerven entwickelten Diplaziumsori ausgebildet. Die Nervatur von D. heterophlebium ist teilweise noch offen, meist wird nur je eine aus langgestreckten Maschen bestehende Reihe zu beiden Seiten der Hauptrippe ausgebildet. (Fig. 30).

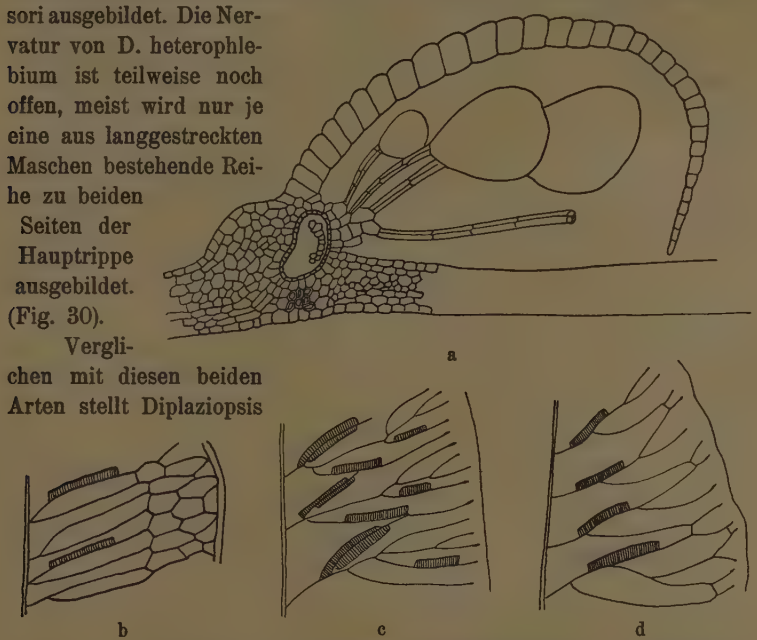


Fig. 30. Diplazium: a D. marginale: Sorusquerschnitt; b Blattnervatur; c u. d Nervatur und Sorusanordnung von D. heterophlebium. Bei c sieht man noch zu beiden Seiten des Nerven auftretende Sori.

Verglichen mit diesen beiden Arten stellt Diplaziopsis javanica, was Nervatur und Indusiumausbildung betrifft, die am weitesten fortgeschrittene Art dar. Sie schließt sich aber eng an Diplazium marginale an. Wie schon erwähnt, stellten schon Presl und Mettenius beide Arten zusammen. Hat man nun heute die Zugehörigkeit des ehemaligen Hemidictyon marginale zu Diplazium erkannt, so ist es meiner Ansicht nach in Zukunft auch erforderlich, Diplaziopsis mit in diese Gattung einzubeziehen. Der bisherige Abtrennungsgrund: das auf zwei Seiten angeheftete Indusium, hat sich als irrig erwiesen.

Zusammenfassung.

Die Gattung Neurogramme ist als vollkommen uneinheitlich in Zukunft aufzuheben. Die ihr bisher zugeteilten Arten sind zu Ceropteris, Coniogramme, Gymnogramme, Gymnopteris und Syngramme zu stellen. Während die drei erstgenannten Gattungen und Syngramme dem Gymnogrammekomplex angehören, schließt sich Gymnopteris näher an Notochlaena an. Ceropteris triangularis ist keine Gymnogrammee, sondern gehört zu dem Notochlaena-Cheilantheskomplex.

Aspleniopsis ist als selbständige Gattung zu betrachten, die am nächsten zu den Syngrammeen zu stellen ist.

Trismeria steht in engster Beziehung zur Gattung Coniogramme.

Die Gattung Selliguea leitet sich an verschiedenen Stellen von Pleopeltis ab.

Als nicht einheitlich haben sich die mit Schildhaaren versehenen Pleopeltisarten erwiesen. Sie lassen sich zu mehreren nebeneinanderstehenden Gruppen zusammenfassen.

Die Gattung Loxogramme ist am natürlichsten mit Pleopeltis in Beziehung zu bringen. Sie kann als ein schon früh von dieser Gattung losgelöster Seitenzweig angesehen werden.

Dictyopteris zeigt engste Verwandtschaft zu Aspidium. Sie leitet sich polyphyletisch aus dieser Gattung ab. Über ihre Selbständigkeit können Zweifel herrschen. Da sie eine Weiterentwicklung von Aspidium darstellt, halte ich es für zweckmäßig, die Gattung Dictyopteris bestehen zu lassen.

Triphlebia und Diplora sind unter Phyllitis mit einzuordnen. Die bisher als trennend angesehenen Unterschiede erwiesen sich als nicht zu Recht bestehend.

Diplaziopsis ist neben Diplazium marginale unter die Gattung Diplazium zu stellen. Ein zu beiden Seiten des Sorus angeheftetes Indusium ist nicht vorhanden.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München in Zeit vom 25. Okt. 1929 bis 1. Sept. 1930 ausgeführt.

Meinen aufrichtigsten Dank möchte ich an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. K. von Goebel, für die vielen auf seiner großen Kenntnis der Farne beruhenden Anregungen, die er mir in großem Masse zuteil werden ließ, ausdrücken. Sein lebhaftes Interesse und seine anspornende Anleitung haben meine Arbeit außerordentlich gefördert.

Allgemeine Literatur.

Van Alderwerelt van Rosenburgh, C. R. W. K.: Malayan Ferns, 1909—1917.
Beddome, Col. R. H., Ferns of British India. Vol. I und II.
— Handbook to the Ferns of British India. Kalkutta 1883.
Bower, F. O., The Ferns I—III. Cambridge 1923—1928.
Christ, H., Die Farnkräuter der Erde, 1897.
Christensen, C., Index Filicum cum Supplementis, 1906—1917.
Clarke, Ch., Ferns of Northern India. London 1880.
Diels, L., Polypodiaceen in: Engler und Prantl, „Natürliche Pflanzenfamilien". Leipzig 1902.
Fée, A. L. A., Genera Filicum. Paris, Strasbourg 1850—1852.
— Species Filicum. Paris, Strasbourg 1865.
— Cryptogames vasculaires du Brésil. Paris 1869.
v. Goebel, K., Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Ztg. Leipzig 1880—81.
— Gesetzmäßigkeit im Blattaufbau. Bot. Abhdl., Heft 1. Jena 1922.
— Organographie der Pflanze. 3. A., II. Teil: Pteridophyten. Jena 1930.
— Archegoniatenstudien: Roraimafarne. Flora 1930.
Hooker, W. J. and Baker, J. G., Synopsis Filicum. London 1883.
Hooker, W. J., Species Filicum. London 1846.
Kny, L., Botanische Wandtafeln. Berlin 1874.
Mettenius, G., Über einige Farngattungen, abgedruckt aus den Abhdl. der Senkenbergschen Naturf. Ges. Frankfurt a./M. I. Polypodium, 1857. IV. Phegopteris und Aspidium, 1858. XI. Filices praesertim indicae et japonicae in Miquel: Annales Musei Lugduno-Batavi.
— Filices Horti Botanici Lipsiensis. Leipzig 1856.
Moore, T., The nature printed British Ferns. Vol. I und II. London 1859—1863.

Spezielle Literatur.

I. Neurogramme.

Link, Henr. Fr., Filicum Species in Horto Regio Botanico Berolinensi Cultae. Berolini 1841.
Fée, A. L. A., Genera Filicum. Paris, Strasbourg 1850—52.

a) Syngramme:

Smith, J., in: Hookers London Journal of Botany. Vol. IV, S. 168, 1845.

b) Ceropteris:

Link, Henr. Fr., Species Filicum. Berlin 1841.

c) Coniogramme:

Fée, A. L. A., Genera Filicum. Paris, Strasbourg 1850—52.
Hieronymus, G., Über die Gattung Coniogramme Fée und ihre Arten. Hedwigia 1916, S. 266.

d) Gymnopteris:

Bernhardi, in: Schraders Journal, 1: 297, 1799.
Fournier, Eug., in: Bull. Soc. Bot. France XXVI, 1880, S. 326—329.

II. Aspleniopsis.

Mettenius, G., in Kuhn Festschrift..... Kgl. Realschule zu Berlin, 1882, S. 325.

III. Trismeria.

Fée, A. L. A., Genera Filicum. Paris, Strasbourg 1850—52.

Smith, J., Ferns British and Foreign. London 1866.

IV. Selliguea.

Bory, in: Dictionnaire classique d'histoire naturelle. Tome XV. Paris 1829.

Dunzinger, Gustav, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Anatomie der Genera Gymnogramme usw. Diss. Erlangen 1901.

V. Die mit Schildhaaren versehenen Pleopeltisarten betreffend.

v. Goebel, K., Bemerkungen über Pleopeltis. Annales du jardin Botanique de Bouitenzorg. Volume 36, S. 114. Leide 1926.

Humboldt und Bonpland, in: Nova genera et species plantarum 1, p. 911. Paris 1815.

VI. Loxogramme.

Presl, C., Tentamen Pteridographiae. Pragae 1836.

Mettenius, G., Annales Musei Botanici Lugduno-Batavia II, S. 226.

Dunzinger, G., s. oben!

VII. Dictyopteris.

Presl, C., Tentamen Pteridographiae. Pragae 1836.

Mettenius, G., Über einige Farngattungen: Phegopteris und Aspidium (näheres s. allgemeine Literatur!).

VIII. Triphlebia.

Beccari, Odoardo, Malesia. Vol. III, S. 41. Giugno 1886.

Presl, C., in: Reliquiae Haenkeanae. Tomus Primus S. 48.

Copeland, E. B., in: The Philippine Journal of Science. C. Botany. Vol. VIII, Nr. 3. May 1913.

IX. Diplora.

Baker, J. G., in: Journal Bot. 1873, S. 235.

Copeland, E. B. (s. Triphlebia!).

X. Diplaziopsis.

Wallich, N., in: Plantae asiacticae rariores. I. 44 t. 22. London 1829—1830.

Botanische Mitteilungen aus den Tropen.

Von **Wilhelm Troll** (München).

(Ergebnisse der Sunda-Expedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft 1929/30.)

II. Zur Morphologie und Biologie von Enhalus acoroides (Linn. f.) Rich.

Mit 15 Abbildungen und 3 Tabellen im Text.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 427
I. Morphologie der Infloreszenzen 431
II. Die Entfaltung der Infloreszenzen 439
III. Der Bestäubungsvorgang 447
Zusammenfassung 455

Einleitung.

Die Gattung Enhalus L. C. Rich.[1]), allein vertreten durch den in seinem Habitus an Posidonia erinnernden Enhalus acoroides (Linn. f.) Rich., ist ein an den tropischen Küsten des Indischen Ozeans weit verbreitetes, zur Familie der Hydrocharitaceen gehöriges Seegras. Ostwärts erstreckt sich sein Areal bis in die Randgebiete des Pazifischen Ozeans, nämlich bis zu den Marianen, den Salomoninseln und nach Neu-Kaledonien[2]). Auch im malayischen Archipel ist die Pflanze überall häufig anzutreffen, besonders im östlichen Teile desselben, wo sie, z. B. auf den Aruinseln, zusammen mit Halophila ovata Gaud. oft aus-

1) Wir verwenden die ältere Schreibweise Enhalus, weil sie uns sprachlich richtiger erscheint als die von Ascherson und Gürke (Engler-Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien II/1, S. 254) eingeführte Bildung Enalus.

2) Vgl. Ostenfeld, C. H., Meeresgräser I. Die Pflanzenareale, 1. Reihe, Heft 3, Karte 21. Jena 1926—1928. Ferner Ascherson, P., Die geographische Verbreitung der Seegräser (in Neumayer, G., Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Reisen, S. 196 f. [Berlin 1888]) und die darin erwähnte Karte in Petermanns Mitteilungen 1871, Tafel 13.

gedehnte unterseeische Wiesen bildet, die nur bei Ebbe aus dem Wasser auftauchen (Fig. 1).

Am üppigsten gedeiht Enhalus an der inneren Grenze des Gezeitenbereiches, also in einem Gürtel, der bei gewöhnlichen Ebben unter Wasser bleibt und nur zur Zeit des Springniedrigwassers, wie es alle Monate zweimal sich einstellt, trocken fällt. Indes ist die Ausdehnung der Enhalusbestände durch die Tiefwasserlinie seewärts nicht begrenzt. Die Pflanze vermag auch bei dauernder Wasserbedeckung, teilweise sogar in recht ansehnlicher Tiefe, zu wachsen. Zur Blüte aber kommt sie nur dort, wo sie periodisch vom Wasser entblößt wird.

Fig. 1. Enhalus acoroides, ausgedehnte Bestände der Pflanze bei Springniedrigwasser. Küste von Pulu Wamar nächst Dobo (Aruinseln). Phot. W. Troll, 22. X. 1929.

Solche trocken gelegte Enhalusbestände gewähren einen eigenartigen Anblick. Die $1^1/_2$ bis 3 Fuß langen Blätter, die sich nur im Wasser aufrecht erhalten können, liegen schlaff auf dem Grund, immer nach der Seite gekehrt, wohin das Flutwasser abgezogen ist (Fig. 13 und 14): eine Erscheinung, auf die ein von Rumphius[1]) zitiertes Sprichwort der Eingeborenen von Ternate Bezug nimmt.

Was das Substrat anlangt, in dem Enhalus wurzelt, so stimmen die Angaben der Autoren darin überein, daß die Pflanze einem mit gröberen Bestandteilen untermischten sandigen oder schlammigen Boden den Vorzug gibt etwa vor nacktem Riffgrund[2]). Auf diesem bleibt ihr Wuchs kümmerlich. Nach Kurz[3]) siedelt sie

1) Herbarium amboinense VI, Buch 11, S. 191.

2) Vgl. z. B. Rumphius (a. a. O., S. 191), nach dem Enhalus an Orten wächst, „ubi litus est planum, ac tenui arena conspersum, ac paucis mixtum lapillis, et ubi paucum coenum simul reperitur".

3) Kurz, S., A Sketch of the Vegetation of the Nicobar Islands. Journ. Asiatic Soc. of Bengal 45, Part II, S. 114 (1876).

sich sogar in der Umgebung von Flußmündungen an, „apparently little caring for the mud which is carried into the sea, and which often encrusts the whole plant". In größeren Aufschüttungsgebieten aber scheint sie zu fehlen, wenigstens ist sie mir an der Ostküste Sumatras nirgends entgegengetreten.

Erstmals erwähnt und abgebildet wurde Enhalus acoroides von Rumphius[1]). Er bezeichnete die Pflanze auf Grund angeblicher Ähnlichkeit ihrer Blätter mit denen von Acorus als „Acorus marinus", hielt sie im übrigen aber, offenbar ihrer Lebensweise wegen, für eine Alge. Wurde doch auch Zostera marina von den alten Autoren als „Alga marina graminea" beschrieben[2]) und findet sich unter diesem Namen noch bei Lamarck[3]) erwähnt! Von Linné fil. wurde Enhalus sodann unter dem Speziesnamen „acoroides" zu Stratiotes gestellt[4]) und erst 1814 von Richard als selbständige Gattung „Enhalus" angesprochen[5]). Das Interesse für die Baueigentümlichkeiten und die Lebensgeschichte des merkwürdigen Seegewächses erwachte jedoch erst um die Mitte des vorigen Jahrhunderts.

Die Anatomie der Pflanze wurde von Magnus[6]), Sauvageau[7]), Chatin[8]) und vor allem von Cunnington[9]) studiert. Hier sei nur an Hand der Fig. 2 und 3 kurz der Entwicklungsgang des Mesophylls der Blätter skizziert, da wir später bei der Besprechung der Anatomie der Blumenblätter darauf zurückgreifen müssen. Die Blätter enthalten im ausgewachsenen Zustande große, durch einschichtige Diaphragmen unterbrochene Lufträume, die in einer streng gesetzmäßigen Weise entstehen.

In Fig. 2 *I—III* sind Längsschnitte durch Blattanlagen verschiedener Größe dargestellt, aus denen hervorgeht, daß das Mesophyll ursprünglich einschichtig ist. Dasselbe zeigt der Querschnitt durch ein junges Blatt (Fig. 2 *IV*). In Fig. 3 *I* sieht man das primordiale Mesophyllgewebe in einem Flächenschnitt, an dem vor allem die außerordentlich regelmäßige Anordnung der Zellen in Längsreihen auffällt. Die Weiterentwicklung des Mesophylls wird eingeleitet durch tangentiale Teilungen seiner Zellen. Auf dem in Fig. 2 *V* abgebildeten Stadium hat jede Primordialzelle vier tangential gestreckte Folgezellen hervorgebracht, die sich nun zur Bildung der Diaphragmen anschicken.

---

1) A. a. O., S. 191 und Tab. 75, Fig. 2.

2) Vgl. z. B. Rajus, J., Synopsis methodica stirpium britannicarum, Ed. III, S. 52 (London 1724).

3) Flore françoise 3, S. 539 (Paris 1778).

4) Supplementum plantarum systematis vegetabilium, S. 268 (Braunschweig 1781). Ebenso Willdenow, Species plantarum IV, P. II, S. 820.

5) Mémoires de la classe des Sciences Mathém. et Phys. de l'Institut Impérial de France. Année 1811, P. II, S. 1 (1812).

6) Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. 1871. S. 87.

7) Journal de Botanique, 4, 269 (1890).

8) Anatomie comparée des vegetaux, S. 15. 1892.

9) Anatomy of Enhalus acoroides (Linn. f.) Zoll. Transact. Linn. Soc. London, 2. ser. Botany 7, 355 (1912).

Die beginnende Abtrennung von Diaphragmazellen zeigt der Querschnitt Fig. 2 *VI* und der Flächenschnitt Fig. 3 *II*. Jede Folgezelle teilt an ihren beiden Enden eine kleine Zelle ab, so daß auf einem etwas älterem Stadium zwischen den Folgezellreihen je zwei Reihen von kleinen Diaphragmazellen liegen (Fig. 2 *VII*), die sich weiterhin vermehren und in den Ecken, in denen sie aneinanderstoßen, feine Interstitien entstehen lassen. Gleichzeitig lösen sich die übereinander befindlichen Lagen von Diaphragmazellen voneinander und enge Lufträume, die Anfänge

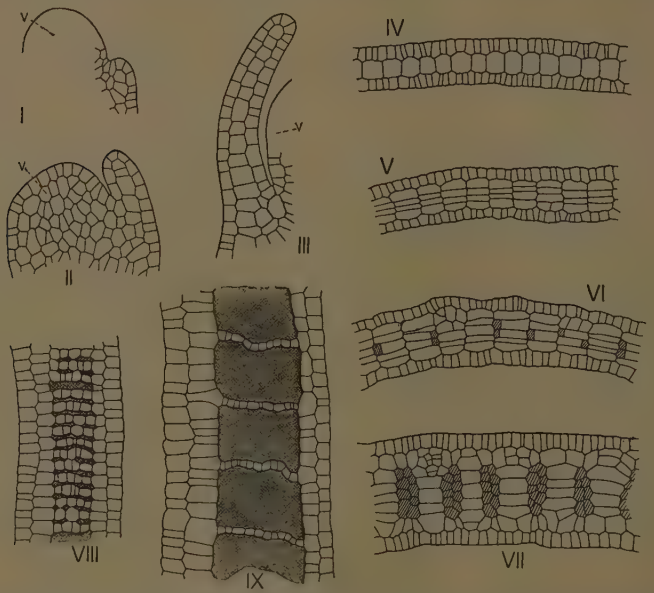


Fig. 2. Enhalus acoroides, Entwicklung der Laubblätter: *I, II, III* Blattanlagen im Längsschnitt (*V* Vegetationspunkt); *IV, V, VI, VII* aufeinanderfolgende Stadien der Mesophyllentwicklung im Blattquerschnitt (Diaphragmazellen schraffiert); *VIII, IX* Blattlängsschnitte, um die Bildung (*VIII*) und Erweiterung (*IX*) der Luftkammern zu zeigen (Luftkammern getönt). Vergr. 100fach.

der späteren ansehnlichen Luftkammern, werden sichtbar, wozu man den transversalen Längsschnitt Fig. 2 *VIII* und die tangentialen Längsschnitte (Flächenschnitte) Fig. 3 *III* und *IV* vergleichen möge. Es entstehen also, wie schon Cunnington festgestellt hat, ebensoviele Luftkammern, als Diaphragmen vorhanden sind, und da deren Zahl mit der Anzahl der Primordialzellen des Mesophylls identisch ist, so ist die spätere Konfiguration des Durchlüftungssystems schon mit der Bildung der Primordialzellen festgelegt.

Die Erweiterung der Luftkammern wird durch Teilungen der sie begrenzenden Zellen eingeleitet. Es genügt wohl, auf die Abbildungen Fig. 3 *IV* und *V* zu verweisen, aus denen die Details der Vorgänge ohne Schwierigkeit zu entnehmen sind.

Die Lebensgeschichte von Enhalus, namentlich die Biologie seiner Blüte und Frucht, wurde vor allem durch Svedelius[1]) weitgehend, aber bei weitem nicht vollständig geklärt. Es wird darüber im II. und III. Abschnitt näher zu sprechen sein. Stiefmütterlich behandelt wurde von jeher die Morphologie der Infloreszenzen, über deren Entwicklung bis heute nichts bekannt ist. Wir werden darauf und auf

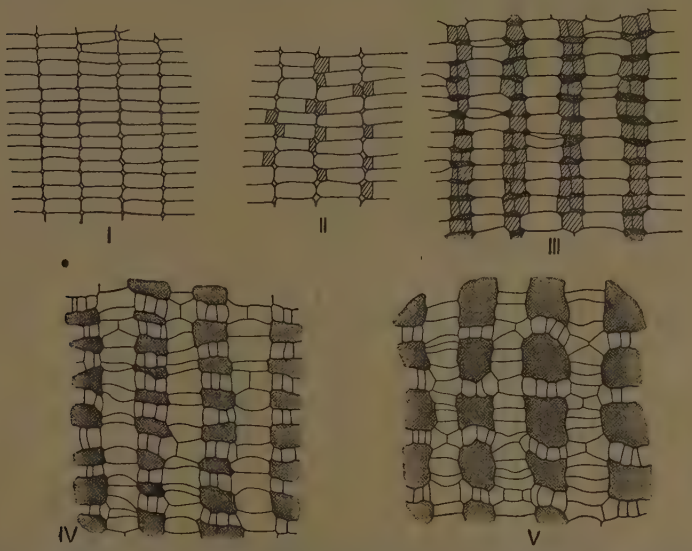


Fig. 3. Enhalus acoroides, Mesophyllentwicklung in tangentialen Längsschnitten (Flächenschnitten): *I* primordiale Mesophyllzellreihen vor Abgabe der Diaphragmazellen; *II* beginnende Abgrenzung der Diaphragmazellen (diese schraffiert); *III*, *IV*, *V* aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung der Diaphragmen und Luftkammern (letztere getönt, Diaphragmazellen in *III* schraffiert). Vergr. 160fach.

die Entstehung der Blüten zunächst eingehen. Die Bildung des Gynaeceums, das wie auch bei anderen Hydrocharitaceen allein in den weiblichen Blüten angelegt wird, ist dagegen schon in einem anderen Zusammenhang zur Darstellung gelangt[2]).

I. Morphologie der Infloreszenzen.

Ähnlich wie bei Vallisneria, Lagarosiphon u. a. besteht zwischen den männlichen und weiblichen Infloreszenzen von Enhalus ein Unter-

1) On the life-history of Enalus acoroides. Ann. Royal Botanic Gardens Peradeniya, 2, P. 2, S. 267 (1904).

2) Vgl. Troll, W., Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums. I. Über das Gynaeceum der Hydrocharitaceen. Planta 14, 1ff. (1931).

schied derart, daß letztere nur von einer einzigen, verhältnismäßig ansehnlichen weiblichen Blüte gebildet werden, während die männlichen Blüten in außerordentlich großer Zahl vorhanden sind und einer gemeinsamen Achse, dem Rezeptakulum der Autoren, entspringen. Umgeben wird die Infloreszenz von zwei spathaartigen Hochblättern, deren Entwicklung bei den weiblichen und männlichen Pflanzen im wesentlichen gleichartig verläuft.

Was zunächst die Entstehung der Infloreszenzen anlangt, so wäre gegenüber Vallisneria[1]) hervorzuheben, daß sie stets einfache

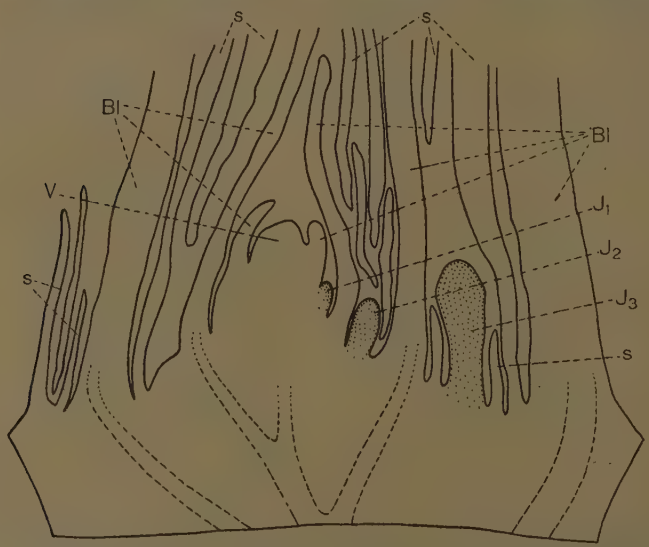


Fig. 4. Enhalus acoroides, medianer Längsschnitt durch den Sproßgipfel einer männlichen Pflanze. *Bl* Laubblätter; *s* squamulae intravaginales; J_1, J_2, J_3 Infloreszenzanlagen; *V* Vegetationspunkt. Vergr. 80fach.

Achselsprosse der zweizeilig angeordneten Laubblätter darstellen und vegetative, ausläuferartige Sprosse nur selten zu beobachten sind. Außerdem entstehen sie nur auf der Oberseite der schief aufsteigenden Sproßachse, worauf schon Cunnington[2]) aufmerksam gemacht hat. Man vergleiche dazu Fig. 4, in der ein medianer Längsschnitt durch die

1) Vgl. dazu Rohrbach, P., Beiträge zur Kenntnis einiger Hydrocharideen. Abh. Naturf. Ges. zu Halle, 12, 51 (Halle 1871) und Müller, J. F., Die Entwicklung von Vallisneria spiralis. Hansteins Bot. Abhandl. 3 (Bonn 1878).

2) A. a. O., S. 355.

Sproßspitze einer männlichen Enhaluspflanze wiedergegeben ist. Dasselbe zeigen die beiden Querschnitte der Fig. 5, besonders Fig. 5 I.

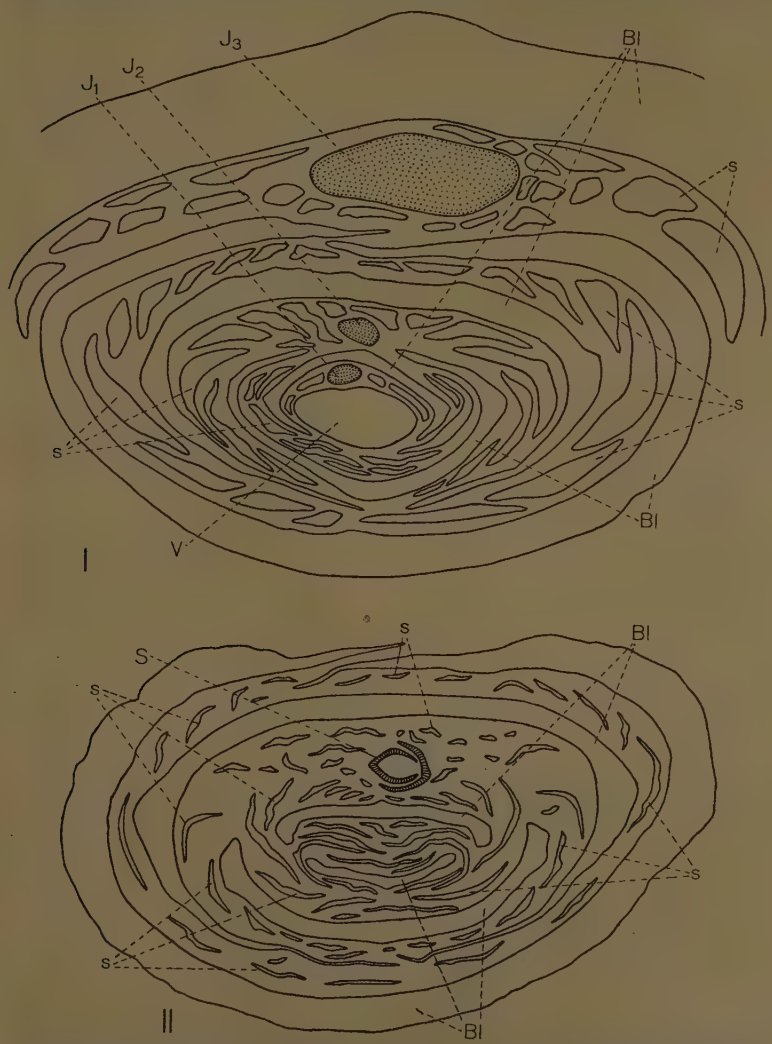


Fig. 5. Enhalus acoroides, Querschnitte durch den Sproßgipfel weiblicher Pflanzen: I in der Höhe des Vegetationspunktes, II unmittelbar über dem Vegetationspunkt. *Bl* Laubblätter; *s* squamulae intravaginales; J_1, J_2, J_3 Infloreszenzanlagen; *S* Querschnitt durch die beiden Hüllblätter einer jungen Infloreszenz; *V* Vegetationspunkt. Vergr. bei *I* 40fach, bei *II* 16fach.

In Fig. 6 I und II sind die medianen Längsschnitte zweier junger männlicher Infloreszenzen gezeichnet. Es fällt daran vor allem auf, daß die Blüten an der Spitze der Achse weiter entwickelt sind als die an der Basis, mit anderen Worten: daß eine absteigende Entwicklungsfolge derselben vorliegt. Dasselbe gilt für Vallisneria, von deren männlichen Blütenständen Chatin[1]) sagt, die Blüten träten an ihnen auf „de haut en bas ou dans l'ordre centrifuge". Müller[2]) dagegen meint, es sei bei der großen Zahl, in welcher die männlichen Blüten aus dem Rezeptakulum hervorsprossen, schwer zu unterscheiden, „ob die Folge der Anlagen eine akropetale oder akrofugale ist". Jedoch lassen die Abbildungen, die Chatin gegeben hat[3]), keinen Zweifel an der Richtigkeit seiner Beobachtungen aufkommen und auch Goebel hat für Vallisneria alternifolia Roxb. (= Lagarosiphon Roxburghii Benth.) die absteigende Reihenfolge in der Anlage der männlichen Blüten festgestellt[4]).

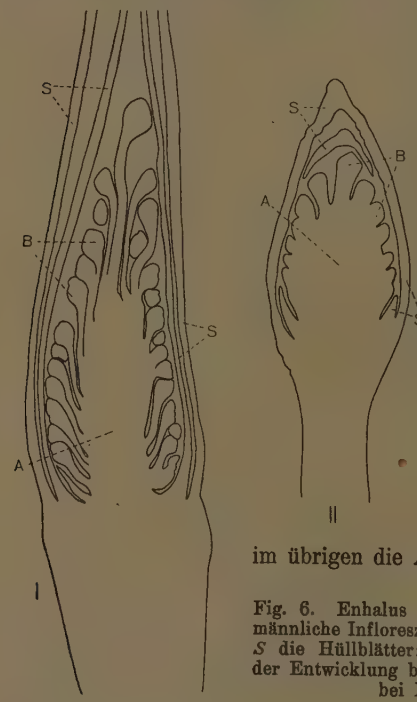


Fig. 6. Enhalus acoroides, Längsschnitte durch junge männliche Infloreszenzen: I älteres, II jüngeres Stadium. *S* die Hüllblätter; *A* die Infloreszenzachse; *B* die in der Entwicklung begriffenen männlichen Blüten. Vergr. bei I 14fach, bei II 34fach.

Bereits Rohrbach[5]), der im übrigen die Angaben Chatins bestätigt fand,

1) Mémoire sur le Vallisneria spiralis L., S. 14. Paris 1855.

2) A. a. O., S. 62.

3) A. a. O., Taf. 3 B, Fig. 3, 4 und 5.

4) Pflanzenbiologische Schilderungen II, S. 364; ferner Organographie der Pflanzen, 1. Aufl., S. 35 (Jena 1898—1901). Für Lagarosiphon muscoides Harv. geht die basipetale Entfaltung der Blüten an der männlichen Infloreszenz aus den Abbildungen hervor, die Harvey gegeben hat (Account of a New Genus of the Natural Order of Hydrocharideae, from Southern Africa. Hookers Journal of Botany, 4, Taf. XXII, Fig. 3 und 4 [London 1842]).

5) A. a. O., S. 104, Anm. 1.

hat auf Grund dieses Verhaltens die Vermutung geäußert, daß der männliche Blütenstand von Vallisneria nur scheinbar racemös, in Wirklichkeit aber von zusammengesetzt cymöser Natur und nicht wesentlich verschieden sei von der männlichen Infloreszenz von Hydrocharis, die er eingehend beschrieben hat. Untersuchungen darüber liegen

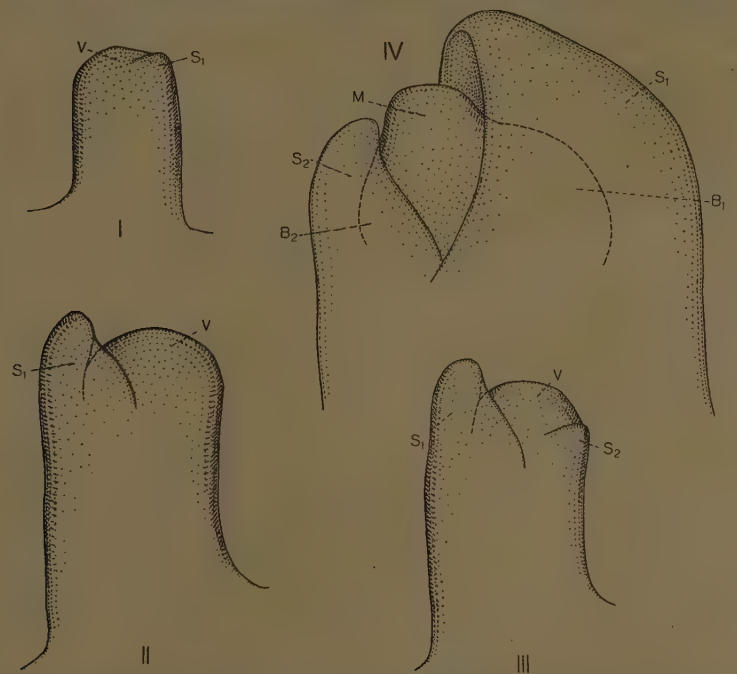


Fig. 7. Enhalus acoroides, aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung der männlichen Infloreszenzen. S_1 erstes, S_2 zweites Hüllblatt; V Vegetationspunkt; M Vegetationspunkt der Mittelblüte; B_1, B_2 Blasteme (Seitensprosse) in den Achseln der Hüllblätter S_1 und S_2. Vergr. 100 fach.

allerdings bis jetzt nicht vor. Dagegen läßt sich für Enhalus die Richtigkeit dieser Annahme nachweisen.

Junge Entwicklungsstadien der männlichen Blütenstände von Enhalus sind in Fig. 7 zusammengestellt. In Fig. 7 I beginnt sich eben die Anlage des ersten Hüllblattes über den Vegetationspunkt emporzuwölben. Auch in Fig. 7 II ist erst eines der Hüllblätter angelegt. Fig. 7 III zeigt einen Vegetationspunkt, an dem das zweite Hüllblatt in Bildung begriffen ist. Zwischen den beiden Anlagen der Hüllblätter erhebt sich der Vegetationspunkt der Infloreszenz.

Bis hierher stimmt der Entwicklungsgang der männlichen und weiblichen Blütenstände vollkommen überein. In den weiblichen Infloreszenzen geht nun aus dem Vegetationspunkt in der Folge die einzige weibliche Blüte hervor (Fig. 9 I). In den männlichen Ständen dagegen findet eine weitere Ausgliederung von Blüten statt und es fragt sich, in welcher Weise diese vor sich geht.

Zunächst wölbt sich vor dem unteren Hüllblatt (S_1) das Gewebe des Vegetationspunktes zu einem ansehnlichen Höcker hervor (B_1 in Fig. 7 IV). Auch auf der gegenüberliegenden Seite, vor dem zweiten Hüllblatt (S_2), beginnt sich ein sekundärer Vegetationspunkt zu bilden,

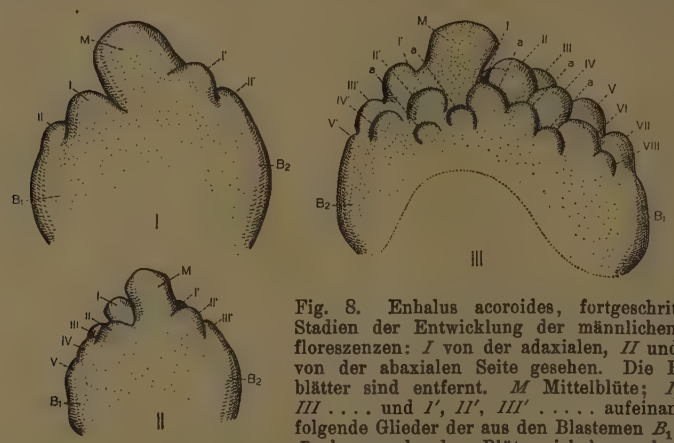


Fig. 8. Enhalus acoroides, fortgeschrittene Stadien der Entwicklung der männlichen Infloreszenzen: *I* von der adaxialen, *II* und *III* von der abaxialen Seite gesehen. Die Hüllblätter sind entfernt. *M* Mittelblüte; *I*, *II*, *III* .... und *I'*, *II'*, *III'* ..... aufeinanderfolgende Glieder der aus den Blastemen B_1 und B_2 hervorgehenden Blütenwickel; *a* akzessorische (neben den Wickeln entstehende) Blütenanlagen. Die Vergrößerung ist überall dieselbe (75 fach), die Infloreszenzanlagen sind, je nach der Stärke der Mutterachse, verschieden groß.

der aber zu dieser Zeit noch recht unansehnlich ist (B_2 in Fig. 7 IV). Der Hauptvegetationspunkt (M in Fig. 7 IV) erscheint als höckerartige Hervorragung zwischen den beiden sekundären Bildungen und ist, offenbar infolge der starken Entwicklung des Gewebehöckers vor Hüllblatt S_1, dem Hüllblatt S_2 genähert.

Die sekundären Vegetationspunkte sind zweifellos als Achselsprosse der beiden Hüllblätter S_1 und S_2 zu deuten. Ihre Entstehungsfolge und Größe entspricht durchaus dem Auftreten ihrer beiden Tragblätter. Wenn der Hauptvegetationspunkt ihnen gegenüber klein erscheint, so hängt das damit zusammen, daß er sich in der Folge nicht weiter entwickelt, sondern zu einer männlichen Blüte sich ausgestaltet. Aus den

seitlichen Gewebehöckern aber werden sogleich mehrere Blüten nacheinander ausgegliedert.

Der Prozeß beginnt an dem älteren der beiden Blasteme (B_1 in Fig. 8 I). Es zeigt sich zuerst auf der abaxialen Seite der Infloreszenz ein Gewebehöcker (*I* in Fig. 8 I), dem ein weiterer, dem vorhergehenden schräg gegenüber, sich anschließt (*II* in Fig. 8 I). Inzwischen ist auch auf der anderen Seite der Mittelblüte (*M*) eine Anlage aufgetreten und eine zweite im Entstehen begriffen (*I'* und *II'* in Fig. 8 I), in der gleichen Anordnung wie auf der Gegenseite. Etwas weiter fortgeschritten ist die Blütenbildung auf dem Stadium der Fig. 8 II. An der Mittelblüte (*M*) beginnen sich bereits die Anlagen der äußeren Perianthblätter hervorzuwölben. Der Vegetationspunkt auf der linken Seite (B_1) hat schon fünf (*I, II, III, IV, V*), der auf der rechten Seite (B_2) erst drei Blütenhöcker gebildet, entsprechend seiner späteren Entstehung (*I', II', III'*).

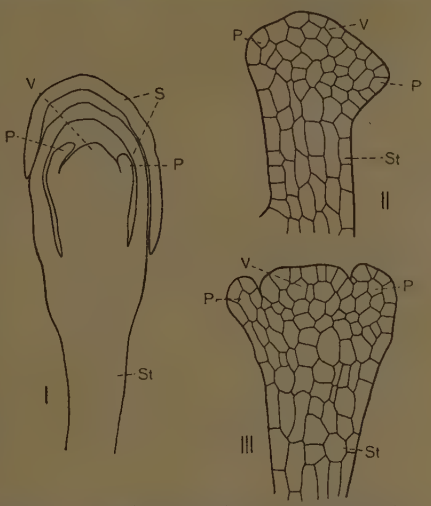


Fig. 9. Enhalus acoroides: *I* junge weibliche Blüte; *II, III* junge männliche Blüten im Längsschnitt. *S* Hüllblätter; *P* Anlagen der äußeren Perianthblätter (Kelchblätter); *V* Blütenvegetationspunkt; *St* Stiel der Blüte. Vergr. bei *I* 58fach, bei *II* und *III* 150fach.

Wir können also sagen: im Beginn ihrer Entwicklung zeigt die männliche Infloreszenz von Enhalus eine deutlich cymöse Zusammensetzung. Wir haben eine Mittelblüte und im Anschluß an sie, aus den in den Achseln der Hüllblätter entstandenen Blastemen hervorgehend, wickelige Folgen von Seitenblüten, die ohne Vorblätter aufeinanderfolgen. Dieselben Verhältnisse hat Rohrbach[1]) als gelegentliches Vorkommnis für die männliche Infloreszenz von Hydrocharis morsus ranae beschrieben. Man findet bei dieser Pflanze „gar nicht so selten mehr als eine Blüte in der Achsel jedes Hüllblattes. Dieselben bilden in ihrer gegenseitigen Stellung zueinander ein nach dem Wickeltypus zusammengesetztes Sympodium, so jedoch, daß die einzelnen Blüten sich trag-

1) A. a. O., S. 80 und Fig. 5 auf Taf. I.

blattlos aneinanderschließen". Bei Hydrocharis liegen die Dinge indes insofern einfacher, als die Blüten einzeln, jede für sich entstehen, während sie bei Enhalus — und dasselbe dürfte für Vallisneria gelten — aus einem gemeinsamen meristematischen Gewebehöcker sich ausgliedern, also ein Fall von „kongenitaler Sympodienbildung" vorliegt, wie sie etwa bei vielen Boragineen zu beobachten ist[1]).

So klar und durchsichtig, wie sie eben geschildert wurde, ist die Anordnung der Blüten in der männlichen Infloreszenz von Enhalus jedoch nur auf den frühesten Stadien. Sehr bald komplizieren sich die Verhältnisse, und zwar durch einen Vorgang, der auch für Vallisneria angegeben wird. Von ihr schreibt Chatin[2]) (und andere Autoren, z. B. Rohrbach[3]), haben es bestätigt): „Cet ordre de formation, vrai pour l'ensemble et d'abord parfaitement simple et clair, est plus tard croisé et rendu plus ou moins obscur par des fleurs de nouvelle génération qui s'intercalent sur chaque pint entre les fleurs premières nées", d. h. zwischen die zuerst entstandenen Blüten schieben sich nachträglich noch neue ein. Bei Enhalus geschieht das in der Weise, daß neben den in Wickeln angeordneten Blütenreihen akzessorische Anlagen auftreten (*a* in Fig. 8 III), sowohl auf der adaxialen wie auf der abaxialen Seite der Infloreszenz, was durch eine Erweiterung des Umfangs der Blasteme B_1 und B_2 ermöglicht wird. Die männliche Infloreszenz stellt sich auf dieser Stufe (Fig. 8 III) dar als eine umfangreiche Kuppe meristematischen Gewebes, die von der Spitze nach abwärts allseits Blütenanlagen erzeugt, welche ohne eine ersichtliche Ordnung aus ihr hervorsprossen.

Es sei hier auch ein kurzer Blick auf die männlichen Blüten selbst geworfen. Die am Vegetationspunkt gebildeten höckerförmigen Primordien derselben verlängern sich zunächst, um sodann oben anzuschwellen (Fig. 9 II). Sehr bald erkennt man die Anlagen der Perianthblätter, über und zwischen denen sich der Blütenvegetationspunkt hervortut (Fig. 9 III). Unterhalb der eigentlichen Blütenanlage befindet sich der Stiel, der sich an den männlichen Blüten im Verlauf der weiteren Entwicklung stark in die Länge streckt (Fig. 6 I), während er an den weiblichen Blüten sehr kurz bleibt. Man vergleiche dazu Fig. 9 I, die noch wie eine männliche Blütenanlage aussieht. Es sind also die Blüten beiderlei Geschlechts ursprünglich deutlich gestielt und es be-

1) Vgl. Goebel, K., Organographie der Pflanzen I, 3. Aufl., S. 109 ff. (Jena 1928).

2) A. a. O., S. 14,

3) A. a. O., S. 104, Anm. 1.

steht kein Grund zu der von Ascherson und Gürke[1]) geäußerten Annahme, daß der Stiel der männlichen Blüten morphologisch dem Halsteil des Fruchtknotens in den weiblichen Blüten entspricht. Dieser kommt durch einen Vorgang zustande, der an den männlichen Blüten unterbleibt: nämlich durch das becherartige Emporwachsen der Achse, in dessen Gefolg das Gynaeceum unterständig wird.

II. Die Entfaltung der Infloreszenzen.

Die Infloreszenzen beiderlei Geschlechts sind im Knospenzustand vollkommen umschlossen von den beiden großen Spathablättern. Ihre Entfaltung besteht im wesentlichen darin, daß die Hüllblätter sich öffnen. Es kann sich dann einerseits das Perianth der weiblichen Blüten ausbreiten, andererseits gelangen dadurch die männlichen Blüten ins Freie.

Fig. 10. Enhalus acoroides: Querschnitte durch die entfaltete Hülle, *I* einer männlichen, *II* einer weiblichen Infloreszenz.

Im Aufblühen der Infloreszenzen von Enhalus läßt sich nun vor allem eine merkwürdige Periodizität feststellen, der unsere besondere Aufmerksamkeit hier gelten soll. Vorher aber sollen noch die anatomischen Grundlagen der Entfaltung der Hüllblätter vorgeführt werden.

Die Hüllblätter der Infloreszenzen von Enhalus bilden unter den Helobiae insoferne eine gewisse Ausnahme, als sie ein besonderes Entfaltungsgewebe besitzen. Dieses ist allerdings ziemlich dürftig entwickelt und deshalb ist auch die Entfaltung der Spathablätter eine sehr unvollkommene. Sie besteht an den weiblichen Infloreszenzen lediglich darin, daß die Blätter an der Spitze auseinander treten. Die Spreite selbst breitet sich nicht aus, sondern behält die gefaltete Knospenlage bei (Fig. 10 II). Etwas vollkommener ist der Entfaltungsvorgang an den männlichen Ständen, wo der Rand der Hüllblätter sich zurückrollt (Fig. 10 I). Hier wird also das Entfaltungsgewebe am deutlichsten ausgeprägt sein. Für die weiblichen Hüllblätter dagegen dürfen wir von vornherein keine irgendwie in die Augen fallende anatomische Differenzierung der Entfaltungszellen erwarten.

Es wurde schon erwähnt, daß die Hüllblätter auch an der geöffneten Infloreszenz in der Mediane mehr oder minder eingefaltet

1) Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien II/1, S. 244.

bleiben. Das hängt damit zusammen, daß die medianen Entfaltungszellen, die z. B. bei vielen Gräsern die Ausbreitung der gefalteten Spreite bewirken, nicht zur vollen Entwicklung gelangen.

Zum Vergleich seien die Blätter der Cyperacee Fuirena simplex herangezogen, die in der Knospenlage eingerollt sind[1]). In ihrer Entfaltung kann man deutlich zwei Abschnitte unterscheiden, was daher rührt, daß sich die Entfaltungszellen auf der Blattoberseite nicht zu gleicher Zeit vergrößern. Es bleiben nämlich schon auf frühen Stadien die an den (durch primäre Leitbündel besonders charakterisierten) Biegungsstellen befindlichen Epidermiszellen im Wachstum stark zurück. Die zwischen ihnen gelegenen Oberhautzellen dagegen vergrößern sich beträchtlich in der Querrichtung und führen so den ersten Entfaltungsakt des Blattes herbei: die Geradestreckung der Spreitenteile zwischen den primären Bündeln. Der zweite Abschnitt in der Entfaltung des Blattes beruht darauf, daß die bisher zurückgebliebenen Epidermiszellen über den Bündeln rasch an Größe zunehmen und darin die übrigen Entfaltungszellen der Blattoberseite sogar überholen. Dadurch werden die Knospenfalten des Blattes gänzlich geglättet.

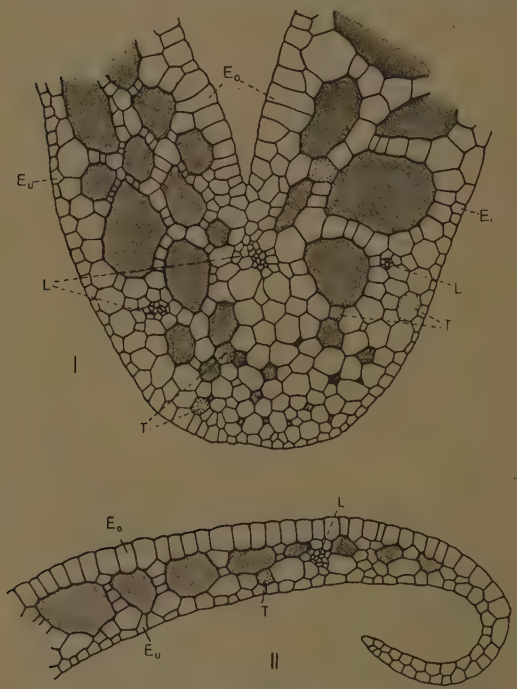


Fig. 11. Enhalus acoroides: *I* Querschnitt durch den medianen Teil, *II* durch den umgebogenen Rand des entfalteten Hüllblattes einer männlichen Infloreszenz. *L* Leitbündel; *T* Tanninzellen (punktiert); E_o Epidermis der Blattoberseite; E_u Epidermis der Blattunterseite. Luftkammern getönt. Vergr. 35fach.

1) Vgl. Löv, L., Zur Kenntnis der Entfaltungszellen monokotyler Blätter. Flora N. F. 20, S. 297f. (1926), besonders Fig. 17—23!

Auch an den Hüllblättern von Enhalus sind die Epidermiszellen über dem medianen Leitbündel kleiner als die seitlich sich an sie anschließenden (Fig. 11 I). Zum Unterschied von Fuirena findet aber hier kein Ausgleich statt, die Wachstumshemmung dieser Zellelemente ist eine dauernde, d. h. das Blatt bleibt in der Mediane eingefaltet.

Anders die peripheren Teile der Blattfläche! Sie besitzen, wenigstens an den Hüllblättern der männlichen Infloreszenz, in ihrer Epidermis ein Entfaltungsgewebe, durch dessen Tätigkeit eine teilweise Ausbreitung des Blattes zustandekommt.

Gehen wir aus von dem Querschnitt durch den Rand eines noch nicht entfalteten Hüllblattes, wie er in Fig. 12 I dargestellt ist. Die Epidermis der Blattoberseite ist durch ihre verhältnismäßig hohen Zellen ausgezeichnet, denen gegenüber die Zellen der unteren Epidermis sehr unscheinbar sind. Mißt man aber ihren Querdurchmesser, so ergibt sich keine erhebliche Verschiedenheit (Tab. 1). An den Hüllblättern der weiblichen Blüten bleibt dieses Verhältnis der Querdurchmesser auch im ausgewachsenen Zustand gewahrt (Tab. 1) und im Zusammenhang damit findet keine Umkrümmung der Spreite statt (Fig. 12 II). An den Hüllblättern der männlichen Infloreszenzen dagegen wachsen die Epidermiszellen der Oberseite stärker in der Querrichtung heran als die der Blattunterseite; während letztere schließlich einen mittleren Durchmesser von 58,4 μ zeigen, beträgt dieser in der Epidermis der Oberseite 77,3 μ (Tab. 1). Die Folge davon ist das schon erwähnte Auseinanderweichen der Blatthälften, das sich am Rand sogar zu einer Umrollung steigert (Fig. 11 II).

Tabelle 1.

Querdurchmesser der Epidermiszellen an den Hüllblättern männlicher und weiblicher Infloreszenzen.

		Blatt-oberseite	Blatt-unterseite
männl. Infloreszenz	unentfaltetes Hüllblatt	41,7 μ	40,8 μ
	entfaltetes Hüllblatt	77,3 μ	58,4 μ
weibl. Infloreszenz	entfaltetes Hüllblatt	40,3 μ	42,5 μ

Soviel über den Entfaltungsvorgang der Hüllblätter selbst. Was nun die Periodizität im Aufblühen der Infloreszenzen, welches durch die Entfaltung der Hüllblätter eingeleitet wird, anlangt,

so wäre zunächst an eine Beobachtung zu erinnern, die Svedelius[1]) gemacht hat: nämlich daß die Öffnung der männlichen Stände ausschließlich bei Niedrigwasser erfolgt. Die Erklärung für diese periodische Erscheinung glaubt Svedelius in den Unterschieden suchen zu müssen, welche der auf der Pflanze lastende Wasserdruck bei Ebbe und bei Flut zeigt, auf Grund folgender Überlegung.

Die männlichen Blüten sind im Knospenzustand, da ihre Perianthblätter einen Luftraum umschließen, kleinen Ballons vergleichbar. Bei höherem Wasserdruck, während der Flut, werden sie etwas zusammengedrückt, d. h. es wird ihr Volumen verkleinert. Aber während dabei ihr absolutes Gewicht dasselbe bleibt, wird das spezifische Gewicht erhöht und folglich der Auftrieb verringert. Umgekehrt ist bei vermindertem Wasserdruck, während der Ebbe, das Volumen der Knospe vermehrt und deshalb das spezifische Gewicht herabgedrückt, so daß der Auftrieb größer wird. Die Wahrscheinlichkeit, daß die männlichen Blüten zur Wasseroberfläche emporsteigen, ist also, unter sonst gleichen Bedingungen, bei Ebbe größer als bei Flut und damit wäre die erwähnte Periodizität verständlich gemacht.

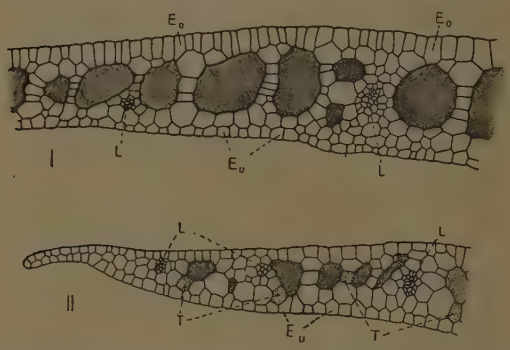


Fig. 12. Enhalus acoroides: *I* Querschnitt durch die randnahe Zone des noch unentfalteten Hüllblattes einer männlichen Infloreszenz; *II* Querschnitt durch den Rand des ausgewachsenen Hüllblattes einer weiblichen Infloreszenz. *L* Leitbündel; *T* Tanninzellen (punktiert); E_o Epidermis der Blattoberseite; E_u Epidermis der Blattunterseite. Luftkammern getönt. Vergr. 35fach.

Gegen diese Anschauung ist in erster Linie einzuwenden, daß in ihr die Hochblattspatha der Infloreszenz nicht berücksichtigt wird. Die männlichen Blüten sind nicht direkt dem Wasserdruck ausgesetzt, vielmehr sind sie in die Hüllblätter eingeschlossen, die sich zumeist erst öffnen, wenn das Flutwasser schon gewichen ist. Der Einfluß wechselnden Wasserdruckes bei Ebbe und Flut kann somit die Ursache der Periodizität im Aufblühen der männlichen Enhalusinfloreszenzen nicht

1) A. a. O., S. 281.

sein. Es wird dadurch auch eine weitere Erscheinung nicht erklärt, die ich wiederholt zu bemerken Gelegenheit hatte.

Es fiel mir auf Ambon, wo ich die Pflanze während zweier Monate beobachten konnte, auf, daß gelegentlich eine Massenblüte in den Enhalusbeständen auftritt, während man sonst nur vereinzelte aufgeblühte Infloreszenzen antrifft. Unter sonst günstigen Umständen ereignet sich eine solche Massenblüte zweimal im Monat, was auch malayischen Fischern auf Ambon bekannt ist. Sie behaupten, die Pflanze richte sich nach dem Mond und man finde die Blüten am zahlreichsten immer in den Tagen kurz nach Voll- oder Neumond.

Von der Richtigkeit dieser Behauptung konnte ich mich selbst wiederholt überzeugen. Es liegt aber darin natürlich nicht eine direkte Abhängigkeit von den Mondphasen vor, sondern eine Beziehung zu den von der Bewegung des Mondes um die Erde hervorgerufenen Gezeiten. Ähnliche periodische Erscheinungen sind für eine Reihe von Seetieren und Meeresalgen bekannt geworden.

Die Literatur über diesen Gegenstand ist ziemlich umfangreich. Der Leser kann sich an Hand der Angaben bei Amirthalingam[1]) und Suessenguth[2]) darüber leicht unterrichten. Als zoologisches Beispiel sei hier nur das Verhalten der Amphitrite ornata, eines anneliden Wurmes, angeführt. Für ihn findet Scott, daß „practically all sexual products are deposited within three days of spring tides“[3]).

Was bislang über lunare Rhythmen bei Meeresalgen beobachtet worden ist, hat Oltmanns zusammengefaßt. Allbekannt ist ja, daß die meisten Fucus-Arten, welche zwischen der Hoch- und Niedrigwasserlinie wachsen, ihre Oogonien und Antheridien zur Zeit der Trockenlegung austreten lassen[4]). Bei anderen Formen reifen die Sexualprodukte in 14tägigen Perioden, die mit dem Wechsel von Nipp- und Springfluten zusammenfallen, so bei Sargassum, Nemoderma und Dictyota[5]). Für letztere fanden Williams[6]) und Lewis[7]), daß die Entleerung der Gametangien sich zur Zeit der Springtiden vollzieht, bei Neapel z. B. 2—3 Tage nach der niedrigsten Ebbe. Da die Entwicklung der Geschlechtszellen jeweils schon während der Nipptiden beginnt, so hat man zwischen Zeiten der Vorbereitung und

---

1) Amirthalingam, C., On lunar periodicity in reproduction of Pecten opercularis near Plymouth in 1927—1928 (Journ. Marine Biol. Association, **15**, 605 [1928]). Hier ist auch die botanische Literatur referiert.

2) Suessenguth, K., Tropische Bäume, Bambuseen und Mondwechsel. Mitt. D. Dendrol. Ges. 1930, S. 100.

3) Scott, J. W., Some egg-laying habits of Amphitrite ornata Verrill. Biol. Bull., **17**, 332 (1909).

4) Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen II, 223 (1922).

5) Vgl. Oltmanns, a. a. O., III, 123 (1923).

6) Williams, J. Ll., Studies in the Dictyotaceae, III. The periodicity in the sexual cells in Dictyota dichotoma. Ann. of Bot., **19**, 531 (1905).

7) Lewis, J. F., Periodicity in Dictyota at Naples. Bot. Gaz., **50**, 59 (1910).

Zeiten der Reife unterschieden, ohne allerdings sagen zu können, wodurch die Entleerung der Sexualorgane veranlaßt wird. Williams vermutet, „that the effective factor is the increased illumination during low water of spring tides".

Wenn also die Massenblüte von Enhalus dem Voll- oder Neumond zu folgen pflegt, so haben wir diese Periodizität ebenfalls mit den auf diese Mondphasen folgenden Springtiden in Zusammenhang zu bringen. Und zwar ist das Springniedrigwasser von ausschlaggebender Bedeutung.

Wir müssen an dieser Stelle die Veränderungen ins Auge fassen, welche die Lebensbedingungen von Enhalus bei Ebbe erfahren und vor allem betonen, daß die Pflanze auch während dieser Zeit nie ganz außer Wasser gerät. Wie Fig. 1 zeigt, meidet sie im allgemeinen die höheren Stellen des Bodens. Ihr Vorkommen ist beschränkt auf die seichten Pfützen, welche nach dem Weggang der Flut überall auf den flachen Watten stehen bleiben und selten eine größere, meistens sogar eine weit geringere Tiefe als 15 cm haben (vgl. Tab. 2!). Das hat schon Rumphius bemerkt, wenn er schreibt: „defluente aqua fere nuda est haec planta, vel saltem non ultra palmae altitudinem hac tecta[1])".

Tabelle 2.

Wassertemperaturen der Ebbetümpel in den Enhalusbeständen.

Zeit	Temperatur des Wassers in °	Temperatur 2 cm im Boden in °	Tiefe des Tümpels in cm	Zeit	Temperatur des Wassers in °	Temperatur 2 cm im Boden in °	Tiefe des Tümpels in cm
10.00	35,3	30,0	4	10.45	37,7	31,9	6
10.05	35,4	30,1	3	10.55	38,2	32,6	2
10.10	35,2	31,0	2	11.05	34,5	34,2[2])	14
10.15	35,4	31,6	4	11.10	38,2	33,5	2
10.20	35,8	31,5	4	11.15	38,1	33,3	2
10.25	35,7	31,6	5	11.35	38,2	34,3	3
10.30	36,4	32,0	4	11.55	39,7	34,8	6
10.35	37,0	32,4	3	12.00	39,6	34,7	3

Es ist nun klar, daß sich diese seichten Wassertümpel bei Sonnenschein stark erwärmen müssen. Ich habe Temperaturmessungen dieser Art im Aruarchipel, nächst Dobo, ausgeführt. Ihr Ergebnis ist in Tab. 2 zusammengestellt, zu der zu bemerken ist, daß die Werte nicht von einem, sondern von verschiedenen Tümpeln stammen, deren Tiefe ebenfalls angegeben ist.

1) A. a. O., S. 191.

2) Dieser Wert gibt die Wassertemperatur am Grunde des Tümpels an. Er ist etwas niedriger als der erste, der unter der Oberfläche gewonnen wurde. In den seichteren Pfützen ist ein solcher Unterschied nicht feststellbar.

Tag der Messung: 22. Oktober 1929. Springniedrigwasser. Von 9 Uhr vorm. ab geht die Flut zurück. Um 10 Uhr liegt die Enhaluszone schon größtenteils frei. Sonnenschein, so daß die Erwärmung des Wassers dauernd fortschreiten kann.

Von 12 Uhr ab macht sich die Flut wieder bemerkbar. Sie ist bis 1,30 Uhr so weit gediehen, daß die Meßstellen vom Vormittag ca. 1 m sich unter Wasser befinden. An der Oberfläche des Wassers herrschen um diese Zeit Temperaturen von 30,0°, 29,8° und 30,2°. Noch etwas niedriger liegen die Lufttemperaturen, wie aus Tab. 3 zu entnehmen ist.

Tabelle 3.

Lufttemperaturen

(in der Sonne, bei schwachem Wind).

Zeit	Lufttemperatur	Zeit	Lufttemperatur
10.05	26,8°	11.40	27,8°
10.40	27,6°	13.30	29,6°

Es ergibt sich aus diesen Messungen, daß, wenn wir die Temperaturen des Flutwassers zugrunde legen, die Erwärmungen der Ebbetümpel nicht weniger als 10° C beträgt; man geht also wohl nicht fehl mit der Annahme, daß diese Temperaturerhöhung für das Aufblühen der Infloreszenzen von Enhalus verantwortlich zu machen ist. Und da bei Springniedrigwasser die Enhalusbestände in großem Umfang bloßgelegt werden, so wird sich im Anschluß daran eine Massenblüte ereignen. Meine Beobachtungen auf Ambon und den Aruinseln stimmen ganz damit überein. So waren bei Dobo am 22. Oktober 1929 (Springniedrigwasser) in den Enhaluswiesen außerordentlich zahlreiche Infloreszenzen aufgeblüht, aber schon am 23. Oktober waren nur mehr sehr wenige zu sehen und am 24. Oktober suchte ich, soweit es der Wasserstand erlaubte, überhaupt vergebens danach. Offenbar werden in der den Springtiden vorausgehenden Zeit die Infloreszenzen weitgehend ausgebildet, gleichsam bereitgestellt für den letzten Entfaltungsschritt, der dann unter dem Einfluß der höheren Wassertemperaturen beim Springniedrigwasser sehr schnell erfolgt[1]). Es ist natürlich auch denkbar, daß neben der starken Erwärmung des Ebbewassers der Luftzutritt zu den Pflanzen eine Rolle spielt. Beide Momente hängen vielleicht auch eng zusammen und bewirken gemeinsam eine Beschleunigung der Aufblüh-

1) Man vergleiche dazu, was oben über den Wechsel von Vorbereitungszeiten und Zeiten der Reife der Gametangien bei Algen angeführt wurde.

vorgänge. Auch die höhere Lichtintensität, der die Pflanzen bei Ebbe ausgesetzt sind, mag dazu beitragen.

Mit der Temperatursteigerung bei Ebbe steht vermutlich auch die Entfaltung der Blüten selbst, namentlich der männlichen, in Beziehung. Svedelius zwar führt auch sie auf die Verringerung des Wasserdruckes zurück[1]). Wie schon erwähnt, stellt er sich die männlichen Blütenknospen als kleine Ballons vor. „When ripe they are filled with gases, and the sudden recurving of the sepals and petals may apparently be due to the pressure of the gas bubbles on reaching the air." Es würde sich darnach also um einen passiven Öffnungsvorgang handeln. Indes liegt es sehr viel näher die Entfaltung der Blüten auf aktive Krümmungsbewegungen der Perianthblätter zurückzuführen, und zwar auf epinastisches Wachstum derselben, das von der Temperaturerhöhung bei Ebbe angeregt werden könnte.

Die Ablösung der männlichen Blüten von der Achse beginnt mit der Entfaltung des Perianths. Dieses öffnet sich zuerst an der Spitze. Die Perianthblätter verharren sodann augenscheinlich in einem Zustand der Spannung, der plötzlich gelöst wird. Mit einem Ruck klappen sie, indem ihre Innenseite konvex wird, nach hinten zurück, um sich abermals mit den Spitzen zu berühren. Auf diese Weise spreizen sich die Blüten gegenseitig von der Achse ab; ich vermag aber nicht zu sagen, ob ihr Stiel erst dabei abreißt oder ob die Verbindung schon vorher unterbrochen ist. Die frei gewordenen männlichen Blüten, die unbenetzbar sind, brauchen gewöhnlich nicht erst zur Wasseroberfläche emporzusteigen, da die Infloreszenzen sich zumeist in der Höhe des Wasserspiegels der Ebbetümpel befinden. Schon aus diesem Grunde kann für das Aufblühen nicht der Gasdruck in den Blütenknospen verantwortlich gemacht werden.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen, die in einer verhältnismäßig kurzen Zeit gewonnen wurden, bedürfen natürlich noch weiterer Bestätigungen, die zeigen müssen, ob es sich bei der beschriebenen Periodizität des Aufblühens wirklich um ein regelmäßiges, immer wiederkehrendes Phänomen handelt. Voraussetzung dazu wird allerdings sein, daß man die Pflanze gerade in Blüte antrifft. Nach den Angaben von Zollinger[2]) ist die Blütezeit ziemlich beschränkt (September bis November), womit sich meine Erfahrungen auf Ambon und den Aru-

1) A. a. O., S. 283.

2) Zollinger, H., Systematisches Verzeichnis der im indischen Archipel in den Jahren 1842—1848 gesammelten sowie der aus Japan empfangenen Pflanzen. 1. Heft, S. 70. Zürich 1854.

inseln nicht ganz decken würden. Die Früchte reifen nach Zollinger im Januar und Februar, nach Griffith[1]) im September, und auch ich habe auf Ambon Früchte vom August bis November gefunden, so daß man den Beginn der Blüte, wenn diese überhaupt jahreszeitlich begrenzt ist, früher ansetzen muß.

III. Der Bestäubungsvorgang.

Während der Befruchtungsvorgang von Vallisneria spiralis seit Michelis und Linnés Zeiten gut bekannt ist, war man sich bei Enhalus darüber lange im Unklaren. Die Pflanze war den europäischen Bearbeitern nur in den Herbarien zugänglich und die meist ungenügende Präparation der getrockneten Exemplare erlaubte keine Rückschlüsse auf die Biologie ihrer Blüten. Aber selbst Beobachter der lebenden Pflanze sind zu unrichtigen Anschauungen gekommen.

Die erste Notiz über den Bestäubungsvorgang von Enhalus findet sich bei Zollinger[2]). Er schreibt: „Wenn die weiblichen Blüten aufgehen, rollt sich der Blütenschaft spiralig zusammen und die Blüte taucht unter bis zu der im Sande halb vergrabenen männlichen Blüte, worauf sie befruchtet wird. Dann rollt sich der Schaft wieder auf, so daß die Frucht zur Zeit der Reife wieder an der Oberfläche des Wassers steht.“ Andererseits aber gibt derselbe Schriftsteller an: „flores ♂ innumeri minimi in receptaculo ovato compresso conferti pedicellati, pedicellis filiformibus persistentibus, flores citissime ab eis soluti in aquae superficie natantes.“

Später hat auf Grund dieser ein seltsames Gemisch von Irrtum und Wahrheit darstellenden Angaben Zollingers Ascherson[3]) die bestimmte Ansicht ausgesprochen, daß die Befruchtung bei Enhalus ganz wie bei der verwandten Vallisneria bewerkstelligt werde: daß also

1) Griffith, W., Notulae ad plantas asiaticas (Posthumous papers) III, 178. Calcutta 1851.

2) A. a. O., S. 69 f.

3) Ascherson, P., Vorarbeiten zu einer Übersicht der phanerogamen Meergewächse. Linnaea, N. F. **1**, 152 (Berlin 1867 und 1868). Derselbe, Frederico Delpinos Einteilung der Pflanzen nach dem Mechanismus der dichogamischen Befruchtung und Bemerkungen über die Befruchtungsvorgänge bei Wasserpflanzen. Bot. Zeitung, **29**, 467 (1871). Vgl. ferner Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse, S. 337 (Bonn 1885), Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben, II, S. 131 (Leipzig und Wien 1891), Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen, II/2, S. 365 (Marburg 1893), Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie, I, S. 84 (Leipzig 1898) und III/2 (bearbeitet von O. Appel und E. Loew), S. 297 (Leipzig 1905).

die männlichen Blüten sich von der Achse ablösen und, auf dem Wasserspiegel schwimmend, an die weiblichen Blüten herangelangen.

Eine auf gründlicher Naturbeobachtung fundierte Beschreibung des Bestäubungsaktes hat erst Svedelius[1]) beigebracht. Er hat namentlich erkannt, daß die Petala der weiblichen Blüte als Organe zum Einfangen der männlichen Blüten entwickelt sind, was hier um so bedeutungsvoller ist, als die Narben ziemlich kurz und großenteils zwischen den Perianthblättern verborgen sind.

Fig. 13 zeigt eine weibliche Pflanze von Enhalus bei Ebbe. Die Blätter, nach dem Abfließen des Flutwassers alle nach einer Seite ge-

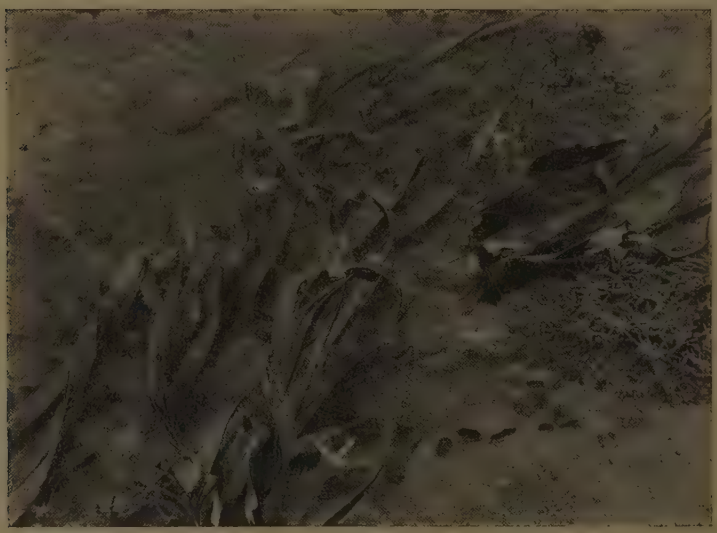


Fig. 13. Enhalus acoroides: weibliche Pflanzen in einem Ebbetümpel. Die langgestreckten riemenartigen Laubblätter sind nach der Seite gekehrt, nach welcher das Flutwasser abgezogen ist. Die weiblichen Blüten befinden sich in der Höhe des Wasserspiegels und haben ihre schlaffen Petala auf diesem ausgebreitet. Pulu Wamar nächst Dobo (Aruinseln). Phot. W. Troll, 22. X. 1929.

richtet, befinden sich zum größten Teil unter Wasser. Auf dem Bild sind vier weibliche Blüten zu erkennen. Mittels ihrer etwa 20 cm

1) A. a. O., S. 280. Auf Svedelius fußt die Darstellung bei Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, III/1, S. 636 ff. (Jena 1911) und bei Pohl, F., Beziehungen zwischen Pollenbeschaffenheit, Bestäubungsart und Fruchtknotenbau. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens, I. Beih. Bot. Centralbl., **46**, 269 f. (1929).

langen Stiele und der abgeflachten Spatha schwimmen sie auf dem Wasserspiegel, auf dem sich auch die blumenblattartigen inneren Perianthblätter ausgebreitet haben.

In der Umgebung männlicher Pflanzen findet man zu der Zeit, wo auch die weiblichen blühen, zahlreiche männliche Blüten, jedoch fast nie einzeln schwimmend, sondern zu größeren oder kleineren Gruppen vereinigt, die von Wasserbewegungen erfaßt, an die weiblichen Blüten herangebracht und von diesen „eingefangen" werden (Fig. 14). Svedelius schreibt dazu: „When the male flowers arrive floating on the surface of the water they very easily get caught upon the

Fig. 14. Enhalus acoroides: männliche Pflanzen in einem Ebbetümpel, zusammen mit Halophila ovata (kleine elliptische Blätter). Die Laubblätter sind vom Ebbestrom alle nach ein und derselben Seite gerichtet. Auf dem Wasserspiegel schwimmen zahlreiche Gruppen von männlichen Blüten. Pulu Wamar nächst Dobo (Aruinseln). Phot. W. Troll, 22. X. 1929.

petals..... One may also observe little rows of captured male flowers along the edges of the petals which hold them fast in spite of wind and currents[1])." Worauf dieses Einfangen aber eigentlich beruht, wird von Svedelius nicht angegeben. Es ist ja einigermaßen erstaunlich, daß nur die Petala dazu befähigt sind; zu den Laub- und Spathablättern der Pflanze werden die männlichen Blüten nicht hin-

1) A. a. O., S. 281. Sperrung von mir.

gezogen. Diese Teile sind nämlich benetzbar, die Petala dagegen nehmen, auch wenn sie untergetaucht werden, das Wasser nicht an, sie sind unbenetzbar.

Diese Eigenschaft ist eine Folge der Beschaffenheit ihrer Oberfläche, die sie mit den inneren Perianthblättern der männlichen Blüten teilen. Es sind nämlich die Epidermiszellen der Blattoberseite (wie bei Blütenblättern zumeist) stark papillös entwickelt (Fig. 15 III)[1]. Außerdem ist die Epidermis von einer starken Kutikula überzogen, die, infolge streifiger Skulpturierung, vielfach gefurcht erscheint. Beide Umstände werden dahin wirken, daß die Oberfläche der Petala kein Wasser annimmt. In den geöffneten männlichen Blüten ist die papillöse Oberseite der Petala nach außen gekehrt, da sämtliche Perianthblätter sich zurückgeschlagen haben.

Die Bedeutung der Unbenetzbarkeit der Petala für den Bestäubungsakt, besonders das Einfangen der männlichen Blüten, sollen einige kleine Versuche veranschaulichen.

Setzt man eine männliche Blüte auf den Spiegel eines mit Wasser gefüllten Gefäßes und bringt in einiger Entfernung davon ein Petalum einer weiblichen Blüte an, so wird die männliche Blüte von ihm angezogen, schwimmt zu ihm hin und bleibt daran lose haften.

Man kann an Stelle des Petalums nun einen mit Öl getränkten Papierstreifen von entsprechender Größe auf den Wasserspiegel bringen, mit demselben Erfolg: daß die männliche Blüte auf ihn zuschwimmt und sich an ihn anlegt.

---

1) Der anatomische Bau der Perianthblätter ist, verglichen mit dem der Laubblätter, außerordentlich einfach. Wie diese bestehen sie ursprünglich aus drei Zellagen, nämlich dem einschichtigen Mesophyll und der oberen und unteren Epidermis (Fig. 15 I und II). Während aber in den Laubblättern durch sehr regelmäßig verlaufende Teilungen der primordialen Mesophyllzellen schließlich ein ziemlich komplizierter Blattbau zustande kommt, bleibt das Mesophyll der Perianthblätter einschichtig (Fig. 15 III), nur in den äußeren Perianthblättern (Kelch) treten stellenweise periklinale Teilungswände auf (Fig. 15 I).

Namentlich unterbleibt in den Perianthblättern die Ausbildung der großen lakunösen Luftkammern, deren Entstehung in den Laubblättern durch die Abtrennung der Diaphragmazellen eingeleitet wird (vgl. Fig. 2 und 3!). Das Mesophyllgewebe der Perianthblätter behält im wesentlichen auch später die Struktur bei, die es schon im embryonalen Zustand hat. Es findet nur eine longitudinale Streckung der Zellen statt, die im übrigen in Längsreihen angeordnet sind wie in den jungen Laubblättern (Fig. 15 IV, zu vergleichen mit Fig. 3 I). Zwischen den Zellen des Mesophylls und der Epidermis kommt es stellenweise zur Bildung kleiner interzellularer Lufträume, wie besonders aus dem Querschnitt Fig. 15 III zu ersehen ist.

Verwendet man dagegen statt des geölten Papierstreifens einen Streifen Filtrierpapier, so bewegt sich die männliche Blüte nicht auf ihn zu. Denselben negativen Befund erhält man, wenn man irgendein anderes benetzbares Material eintaucht, z. B. ein Laubblattstück, ein Hüllblatt oder ein Stück des Stieles der weiblichen Blüte von Enhalus.

Dagegen schwimmen zwei männliche Blüten, in einiger Entfernung voneinander auf den Wasserspiegel gesetzt, rasch aufeinander zu, und ebenso weitere Blüten, die man auf das Wasser bringt. Auf diese Weise erklärt sich die Zusammenscharung der von der Infloreszenz losgelösten männlichen Blüten auf dem Wasserspiegel (Fig. 14).

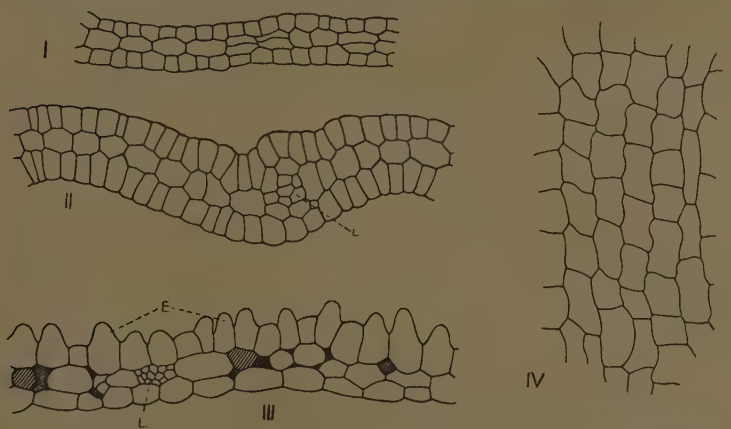


Fig. 15. Enhalus acoroides, weibliche Blüte: *I* Querschnitt durch ein junges Kelchblatt; *II* und *III* Querschnitte durch ein junges bzw. ein ausgewachsenes Petalum (Tanninzellen schraffiert, Interzellularen getönt, *E* papillöse Epidermiszellen der Blattoberseite, *L* Leitbündel); *IV* Mesophyll des ausgewachsenen Petalums im tangentialen Längsschnitt (Flächenschnitt). Vergr. bei *I* und *III* 150fach, bei *II* 250fach, bei *IV* 35fach.

Ein ganz ähnliches Verhalten hat Wylie[1]) für Vallisneria spiralis beschrieben und es auf die Wirkung zurückgeführt, die vom Oberflächenhäutchen (surface film) des Wassers ausgeht. Er schreibt: „The exposed floral parts[2]) are waxy and consequently are not wetted by the water, with the result that the flower comes to rest with a portion of its weight resting on the sepals and margins of stigmas supported by the surface film. This produces a slight depression of the water

1) The pollination of Vallisneria spiralis. Bot. Gaz., **63**, 135 (1917). Ich verdanke den Hinweis auf diese Arbeit Herrn Geheimrat von Goebel.

2) Gemeint ist die weibliche Blüte.

about the flower, perhaps 15 mm in diameter, which is abruptly declined at its inner margin next to the pistillate flower. This sloping surface film plays an important part in capturing the floating staminate flowers, and later is intimately bound up with the actual transfer of pollen to the stigmas. Too much emphasis cannot be laid on the complete dependence of this plant upon the surface film of water for its pollination processes."

Auch die Perianthblätter der männlichen Blüten von Vallisneria sind unbenetzbar und bieten sich an der geöffneten Blüte dar als „boat-like structures which engage the surface film and float the flower. This tiny flower, with its upraised stamens and pollen mass, is so snugly fitted to the surface film by its 3 broad areas of contact that it is kept in equilibrium under all ordinary circumstances. They are rarely overturned, even by rather vigorous agitation of the water, but maintain a strict right angle to the surface film. So slender an object as a needle if thrust into the water among these floating flowers and slowly withdrawn will be covered by the flowers that have been drawn up with the film of water about the needle and may be seen standing out radially from it on all sides." Darauf beruht sowohl die Zusammenscharung der männlichen Blüten auf der Wasseroberfläche wie auch das Einfangen derselben von seiten der weiblichen Blüten, das Wylie folgendermaßen beschreibt: „The floating staminate flowers are carried along by the wind, and coming within the radius of the declined surface film about the pistillate flower slide into the little depression, where they are retained. In this manner possibly as many as 50 staminate flowers may be caught in a single depression, thus forming conspicuous white patches on the surface of the water."

Durch die oben mitgeteilten kleinen Versuche ist dargetan, daß die Verhältnisse bei Enhalus und Vallisneria weitgehend übereinstimmen, wenn auch bei Enhalus das Einfangen der männlichen Blüten mehr von den stark entwickelten inneren Perianthblättern als von der durch das Gewicht der ganzen Blüte hervorgerufenen Depression des Oberflächenhäutchens besorgt wird.

Damit, daß die männlichen Blüten von den Petalen der weiblichen auf die beschriebene Weise eingefangen wurden, sind sie und sind die Pollenkörner noch nicht auf die Narben gelangt, die, wie schon erwähnt, im Grunde des Periants geborgen sind. Da aber der Fruchtansatz unserer Pflanze recht zahlreich ist, so muß man annehmen, daß die Belegung der Narbenäste ziemlich regelmäßig erfolgt. Wahrschein-

lich wird sie durch einen Vorgang befördert, den schon Svedelius[1]) beobachtet hat und den auch wir wiederholt bestätigt fanden. Zieht man eine weibliche Blüte, deren Petala einige männliche Blüten gefangen haben, an ihrem Stiel langsam unter das Wasser, so falten sich die schlaffen Petala infolge des Wasserdruckes zusammen und nehmen die männlichen Blüten zwischen sich. Das gleiche geschieht, wenn am Ende der Ebbe die Flut allmählich sich wieder einstellt und die Blüten unter Wasser setzt. Vielleicht spielt dabei auch ein Vorgang eine Rolle, den Wylie[2]) für Vallisneria eingehend geschildert und mit bemerkenswerten Abbildungen belegt hat. Das tiefere Eintauchen der Blüte „would cause the surface film to become more abruptly declined, thus tipping the staminate flowers more sharply inward and thereby making conditions more favorable for pollen transfer". Ob dies für Enhalus tatsächlich zutrifft, werden nur weitere Beobachtungen am Standort der Pflanze entscheiden können.

Im übrigen kann der Pollen von Enhalus wahrscheinlich auf der Wasseroberfläche auch direkt, d. h. ohne Vermittlung der männlichen Blüten, übertragen werden. Ich sah, zusammen mit den männlichen Blüten, auf dem Wasserspiegel der Ebbetümpel häufig Pollenansammlungen, die den Strömungen folgend sich fortbewegten, konnte aber leider an Ort und Stelle nicht sicher feststellen, ob es sich dabei wirklich um Enhaluspollen handelte. Es kommt jedoch kaum eine andere Pollenart in Frage. Denn Enhalus ist an den betreffenden Lokalitäten entweder die einzig vorkommende Blütenpflanze oder sie wächst zusammen mit Halophila ovata, also einer Pflanze, deren Pollen unter Wasser verbreitet wird. Auch Anwehungen von Blütenstaub benachbarter Strandpflanzen kommen kaum in Betracht. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß die besagten Pollenansammlungen von Enhalus herrühren und bei der Öffnnng der männlichen Infloreszenzen bzw. der Ablösung der männlichen Blüten auf den Wasserspiegel gelangen. Das ist um so eher möglich, als die Pollenkörner sehr groß und verhältnismäßig schwer sind und deshalb leicht von den weit geöffneten Antheren herabfallen werden (vorausgesetzt, daß keine Klebstoffe vorhanden sind, die ein solches Herabfallen erschweren). Die Perianthblätter bereiten ihnen dabei kein Hindernis, da sie nicht wie bei Vallisneria nur teilweise, sondern vollkommen zurückgeschlagen und mit ihren Spitzen sich auf der Unterseite der Blüte genähert sind.

---

1) A. a. O., S. 282.
2) A. a. O., S. 140ff.

Allerdings steht diese Schilderung im Widerspruch zu einer Bemerkung von Svedelius, der behauptet, daß die Pollenkörner von Enhalus spezifisch schwerer seien als Wasser und in ihm untersänken[1]). Er macht aber keine Angaben darüber, ob er diese Beobachtung an frischem Pollen oder an Alkoholmaterial gemacht hat. Mir scheint beinahe das letztere der Fall zu sein, womit auch ein aus seiner Darstellung allenfalls gegen den Transport des Pollens auf der Wasseroberfläche zu erhebender Einwand hinfällig würde.

Für die Schwimmfähigkeit der Pollenkörner spricht auch die Beschaffenheit ihrer Exine, welche Ähnlichkeit hat mit derjenigen der Pollenkörner von Helodea canadensis.

Wie Wylie[2]) gezeigt hat, besteht der Pollen dieser Pflanze aus Tetraden, die nach ihrer Entleerung aus den Antheren auf dem Wasser treiben und auf diese Weise auf die Narben der weiblichen Blüten gelangen. Der Pollen ist also schwimmfähig, trotzdem die Pollenkörner ein größeres spezifisches Gewicht als Wasser haben. Die Schwimmfähigkeit beruht darauf, daß die Exine dicht mit zahllosen feinsten, an der Spitze etwas verdickten Stacheln besetzt ist, die einerseits eine Berührung zwischen dem Oberflächenhäutchen des Wassers und der Oberfläche des Pollenkorns verhindern, andererseits aber auch genug Luft zwischen sich fassen, um das Pollenkorn schwimmend zu erhalten. Verdrängt man jedoch die Luft mittels Alkohol, so sinkt der Pollen in Wasser sofort unter.

Der Pollen von Enhalus wurde von Svedelius[3]) beschrieben. Vor allem ist die enorme Größe der Mikrosporen hervorzuheben, die einen Durchmesser von 170—175 μ haben. Enhalus gehört somit zu der Gruppe von Pflanzen, die sich durch besonders umfangreiche Pollenkörner auszeichnen[4]). Weiter ist das Fehlen einer Intine bemerkenswert. Auch nach meinen eigenen Untersuchungen ist eine solche bei Chlorzinkjodbehandlung und Anwendung selbst stärkster optischer Mittel höchstens andeutungsweise zu erkennen. Unzutreffend dagegen finde ich die Angabe, daß die Pollenkörner an ihrer Oberfläche „ganz glatt" seien. Wohl fehlen auffallende Hervorragungen der Exine. Nichts-

1) A. a. O., S. 274.

2) The morphology of Elodea canadensis. Bot. Gaz., **37**, 1 (1904).

3) A. a. O., S. 274. Die von Svedelius nicht untersuchte Pollenentwicklung, die in der Tetradenbildung bemerkenswerte Anomalien zeigt, soll in einem anderen Rahmen Berücksichtigung finden.

4) Vgl. Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben II, S. 96. Leipzig und Wien 1891.

destoweniger erscheint diese bei starker Vergrößerung durch zahlreiche leistenförmige Erhebungen gefeldert und im Durchschnitt fein gestachelt. Es ergibt sich also ein ähnliches Bild wie bei Helodea, weshalb es kaum zweifelhaft ist, daß die Pollenkörner von Enhalus ebenfalls schwimmfähig sind und auch ohne Hilfe der männlichen Blüten auf die Narben der weiblichen Blüten zu gelangen vermögen.

Enhalus würde nach diesen Befunden in sich die Bestäubungsart von Helodea und Vallisneria vereinigen und gewissermaßen einen Übergang zwischen beiden Formen der Pollination darstellen, während Vallisneria nach Darstellung der Autoren sich eindeutig auf die Pollenübertragung durch die losgelösten männlichen Blüten festgelegt hat. Damit steht auch die Tatsache im Einklang, daß die Pollenkörner bei ihr klebrig sind und nach der Öffnung der Antheren in Klümpchen an diesen verbleiben[1]).

Zusammenfassung.

1. Enhalus acoroides ist ein an den tropischen Küsten des Indischen Ozeans weitverbreitetes Seegras aus der Familie der Hydrocharitaceen und besiedelt mit Vorliebe die innere Grenze des Gezeitenbereiches, die nur bei tiefen Ebben, also besonders bei Springniedrigwasser, trocken fällt.

2. Die Infloreszenzen entstehen als einfache Seitensprosse in den Achseln der Laubblätter, aber nur auf der Oberseite der Achse. Diese ist also dorsiventral.

3. An den männlichen Infloreszenzen entstehen, wie bei Vallisneria, die Blüten in absteigender Reihenfolge.

4. Die männlichen Infloreszenzen sind nur scheinbar racemös, in Wirklichkeit aber cymös gebaut. Wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, entstehen sie als Dichasien, deren Seitenäste sich wickelig fortsetzen. Die einzelnen Blüten dieser Wickel schließen tragblattlos aneinander und werden aus einem gemeinsamen meristematischen Gewebehöcker ausgegliedert (kongenitale Sympodienbildung). Später stellt die Achse der männlichen Infloreszenz eine einzige Kuppe meristematischen Gewebes dar, an der regellos und in dicht gedrängter Stellung Blütenanlagen auftreten.

5. Die weiblichen Infloreszenzen sind einblütig. Die weiblichen Blüten entsprechen der Endblüte der ursprünglich dichasialen Infloreszenz.

---

1) Darauf weist nach dem Vorgange von Schenck (a. a. O., S. 337) besonders nachdrücklich Pohl (a. a. O., S. 269) hin.

6. Die Entfaltung der Infloreszenzen wird eingeleitet durch die Entfaltung der beiden Hüllblätter. Abweichend von den übrigen Helobiae besitzen diese an den männlichen Infloreszenzen in der Epidermis der Oberseite ein Entfaltungsgewebe. Da aber die medianen Entfaltungszellen unentwickelt bleiben, so ist die Öffnung der Hüllblätter unvollständig.

7. Die Entfaltung der Infloreszenzen und Blüten erfolgt ausschließlich bei Ebbe, und zwar findet nur zu den Zeiten des Springniedrigwassers eine Massenblüte in den Enhalusbeständen statt. Dieses Verhalten ist vergleichbar dem mancher Meeresalgen, die auch eine von den Springtiden abhängige Periodizität in der Entleerung ihrer Gametangien erkennen lassen.

8. Die Ursache der Periodizität im Aufblühen der Enhalusinfloreszenzen dürfte in der starken Erwärmung zu suchen sein, welche das Wasser der Ebbetümpel, in denen die Pflanze wächst, erfährt. Sie betrug in einer von mir durchgeführten Messung etwa 10° C gegenüber der Temperatur des Flutwassers. Die Erklärung, die Svedelius für das Phänomen des Aufblühens bei Ebbe zu geben versuchte, ist nicht haltbar.

9. Die Entfaltung des Perianths der männlichen Blüten ist kein passiver Vorgang, sondern vermutlich ebenfalls veranlaßt durch die starke Erwärmung der Ebbetümpel und eine epinastische Krümmungsbewegung der Perianthblätter.

10. Das „Einfangen" der männlichen Blüten, das schon von Svedelius beobachtet wurde und nach Wylie in ähnlicher Weise bei Vallisneria wiederkehrt, beruht auf der Unbenetzbarkeit der Petala der weiblichen Blüten. Von den benetzbaren Laub- und Hüllblättern werden deshalb die männlichen Blüten nicht eingefangen.

11. Die Bestäubung selbst findet bei Eintritt der Flut statt, wo die weiblichen Blüten unter Wasser geraten und ihre schlaffen Petala sich zusammenlegen, die eingefangenen männlichen Blüten zwischen sich nehmend. Die Pollenkörner können dabei auf die Narben gelangen.

12. Daneben dürfte der Pollen von Enhalus auf der Wasseroberfläche auch direkt, d. h. ohne Vermittlung der männlichen Blüten, übertragen werden. Sichere Beobachtungen darüber liegen bis jetzt nicht vor. Jedoch spricht die Beschaffenheit der Exine dafür, daß die Pollenkörner, ähnlich wie bei Helodea, schwimmfähig sind.

Pteridologische Notizen.

Von K. Goebel.

2. Neotenie und Sporophyllvariation bei Aneimia.

Mit 11 Abbildungen im Text.

Die Gattung Aneimia ist allgemein bekannt durch ihre auffallende Sporophyllbildung. Bei den meisten Arten sind es zwei basale, reichverzweigte, aufrecht stehende Fiedern, die, scharf von den vegetativen unterschieden, die Sporangien tragen (Fig. 1). Dabei ist noch bemerkenswert, daß, während die vegetativen Fiedern voneinander durch Stücke der Blattspindel (Rhachis) getrennt sind, die fertilen Fiedern dicht an die auf sie folgenden vegetativen herangerückt sind. Das erinnert an die Tatsache, daß auch bei manchen Anthokladien und Infloreszenzen die Internodien der Sproßachsen, welche mit Anthokladien oder Infloreszenzen endigen, verkürzt sind — was auf die Anhäufung organischer Stoffe, welche mit der Blütenbildung zusammenhängt, zurückgeführt wurde[1]).

Nur bei wenigen Arten (z. B. bei der in Fig. 2 abgebildeten A. millefolium ist das ganze Blatt fertil. Diese Verschiedenheit ist freilich, wie z. B. für Aneimia elegans nachgewiesen wurde[2]), nicht eine durchgreifende. —

Bei der in unseren botanischen Gärten meist als einzige (freilich zuweilen unter verschiedenen Namen) gezogenen A. Phyllitidis ist die Entwicklung der Pflanze die, daß an der Keimpflanze zunächst einfache, ungeteilte Blätter auftreten, dann dreiteilige (zuweilen geht ihnen ein gabelig geteiltes Blatt voraus) und schließlich gefiederte Folgeblätter. In einem bestimmten Entwicklungsstadium werden dann die basalen Fiedern fertil. Übergangsbildungen zwischen sterilen und fertilen Fiedern habe ich bei jungen Pflanzen dieser Art bis jetzt nicht beobachten können. Versuche eine „Vergrünung" der fertilen Fiedern herbeizuführen mißlingen

1) Goebel, Blütenbildung und Sproßgestaltung (Anthokladien und Infloreszenzen). Jena 1931. (Im Druck.)

2) Flora 108, S. 519.

langen. Daß das nur an der Unzulänglichkeit der Versuchsanstellung liegt, dürfte daraus hervorgehen, daß gelegentlich spontan solche „Vergrünungen“ auftreten. Ein solcher Fall wurde früher beschrieben und abgebildet[1]). Dasselbe läßt sich schließen aus Beobachtungen, die an Keimpflanzen einer Aneimia gemacht wurden, die aus Sporen von Pflanzen erwuchsen, welche der Münchener Botanische Garten Herrn Pater Vogl verdankt. Sie wurden gesammelt bei Timotes in Venezuela[2]).

Fig. 1. Aneimia Phyltides. Blatt mit zwei basalen Sporophyllfiedern etwa $^1/_2$ wirkl. Gr.

Leider wurden die Sporenaussaaten ausgeführt, ehe die nicht mit Nummern versehenen Pflanzen bestimmt waren. Es wurde zunächst vermutet, daß sie von Pflanzen stammten, die von Herrn Prof. Rosenstock in Gotha als „A. oblongifolia var. pumila“ bestimmt wurden. Diese besaßen 6—10 cm lange einfach gefiederte Laubblätter, die von den Sporophyllfiedern beträchtlich überragt wurden. Behaarung und Sporenbildung der aus Sporen gezogenen Pflanzen stimmten mit dieser Pflanze im wesentlichen überein. Auf andere Merkmale wird unten zurückzukommen sein.

Die Keimpflanzen fielen dadurch auf, daß die Sporangienbildung schon auf dem Jugendstadium eintritt, also zu einer Zeit, in der A. Phyllitidis u. a. an Sporangienbildung

1) Organographie, 3. A., S. 1235, Fig. 13 ff.
2) Die Kulturen wurden von Herrn Gartenverwalter Jörg ausgeführt.

noch lange nicht „denken“. Es ist also ein Fall von Bildung von Fortpflanzungsorganen auf dem Jugendstadium — eine Erscheinung, die man als „Neotenie“ bezeichnet hat.

In Fig. 3 sind einige der häufigeren Fälle abgebildet. 1 und 2 sind sterile Primärblätter, 3, 4, 5, 6, 7, 8 zeigen verschiedene Mittelbildungen zwischen fertilen und sterilen Blättern. Man kann zwei durch Übergänge verknüpfte Extreme unterscheiden: Das eine, dem sich Fig. 3, 5 und Fig. 4 nähern, ist das des verbreitetsten Sporophylltypus (mit zwei basalen, reichverzweigten Sporophyllfiedern), der andere (Fig. 3 in 7 und 8) ist der in Fig. 2 abgebildete Millefoliumtypus: reichverzweigtes Blatt, das als „Holosporophyll“ ausgebildet ist. Dabei sei besonders bemerkt, daß an einer und derselben jungen Pflanze verschiedene dieser Ausbildungsformen auftreten können. Alle fertilen Blatteile haben aber deutlich, wenn sie auch sehr verschmälert sind, noch Laubblattcharakter, sind also versehen mit Assimilationsgewebe und Spaltöffnungen und weichen dadurch erheblich ab von dem Baue der Sporophyllfiedern der „typischen“ Aneimiaarten, an denen von vegetativer Ausbildung nichts mehr zu sehen ist. Dagegen stimmt der Bau der fertilen Blatteile überein mit dem derselben Teile bei A. elegans[1]) (Fig. 6). Bei dieser wurde a. a. O. angeführt, daß die Sporangienbildung nicht auf die basalen Blatteile beschränkt zu sein braucht, sondern sich über das ganze Blatt erstrecken kann. Es wurde dort auch darauf hingewiesen, daß die Aufrichtung der fertilen Fiedern bei A. Phyllitidis u. a. mit deren Chlorophyllmangel zusammenhänge, während die chlorophyllhaltigen fertilen Fiedern von A. elegans sich in ihrer Richtung von der der sterilen Blatteile nicht unterscheiden. Dasselbe gilt für die Keimpflanzen der vorliegenden Art. Es bleibt entweder der Endteil des Blattes steril oder es treten auch an ihm einzelne über den Rand hinaus-

Fig. 2. Aneimia millefolium nach Flora brasiliensis. Links steriles, rechts fertiles Blatt.

1) Vgl. z. B. Goebel, Aneimia elegans. Flora 108, S. 319.

wachsende Sporophyllfiedern auf, die ebenso wie die von A. elegans die gestreckte, wiederholt gegabelte Nervatur aufweisen.

Es ergibt sich aus dem angeführten, daß diese Keimpflanzen viererlei merkwürdige Erscheinungen aufweisen.

Einmal ein (gegenüber anderen Aneimiaarten) erheblich verfrühtes Fertilwerden von Blättern.

Zweitens ein Schwanken zwischen basitoner und über das ganze Blatt sich erstreckender Sporangienbildung.

Fig. 3. Aneimia sp. Sterile (1 und 2) und fertile Primärblätter (nat. Gr.).

3. Die fertilen Blatteile haben (wenn sie auch meist stark verschmälert sind) noch Laubblattcharakter und sind dann zumeist in ihrer Lage von dem sterilen Blatteil nicht verschieden.

4. Sie zeigen deutlich, daß mit dem Fertilwerden eine reichere Verzweigung und eine Vereinzelung der die „Sorophore" tragenden Blatteile verbunden ist.

Prantl[1]) (a. a. O. S. 7) bezeichnete als „Sorophor" einen Blatt-

1) K. Prantl, Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen. II. Die Schizaeaceen. Leipzig 1881.

teil, der „im wesentlichen aus einer Costa besteht, welche in fiederiger Anordnung zu beiden Seiten die „monangischen Sori“ (d. h. einzelne Sporangien) trägt“. Die Sorophore sind also die fertilen Sporophyllfiedern (Fig. 6). Er weist (S. 309)

Fig. 4. Aneimia sp. Primärblatt, dessen Basalfiedern reichgeteilt und fertil sind. Am oberen Blatteil links Übergänge zur Bildung fertiler Fiedern.

Fig. 5. Aneimia elegans, I fertiler Blattteil flach ausgebreitet, am Rand mit schmalen „Sorophoren“. Die Sporangien sind entfernt, nur an einem Sorophor rechts ist ihre Stellung durch Punkte angedeutet. Schwach vergr. II Sterile untere Fieder.

die Annahme, es könnte das Sorophor mit dem „Rezeptakulum“ (der Plazenta) eines Leptosporangiaten-Sorus zu vergleichen sein, zurück, „denn an letzterem findet die Entwicklung der Sporangien stets in basipetaler Richtung statt, während am Sorophor die Sporangien in „akropetaler“ Reihenfolge entstehen.“ Es soll unten dargelegt werden, daß ein solcher Vergleich trotzdem berechtigt ist, wenn es sich dabei auch nur um Parallelbildungen, nicht um eine wirkliche Homologie handelt.

In Fig. 6 ist schematisch ein Teil einer Sporophyllfieder dargestellt. Es sind vier „Sorophore“ sichtbar, welche die Sporangien ursprünglich als randständige Auswüchse bilden — erst später werden sie

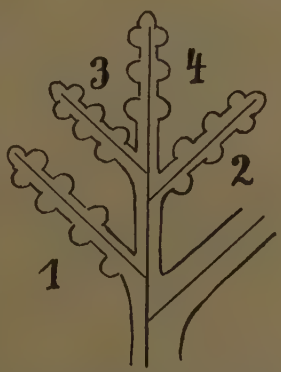


Fig. 6. Schema für die „Sorophor“bildung bei Aneimia. Es sind drei Seitenfiedern und die Endfieder als Sorophor ausgebildet, welche randständige Sporangien tragen.

auf die Unterseite „verschoben“ — nachdem sie vorher sich annähernd rechtwinklig zur Oberfläche des Sorophors eingestellt haben. Vergleichen wir diese Sporophyllgestaltung mit der von A. elegans (Fig. 5 I), so sehen wir eine wesentliche Übereinstimmung. Auch bei A. elegans treffen wir eine Anzahl von „Sorophoren“, die als randständige Auswüchse von einem noch wesentlich vegetativ ausgebildeten Blattteil erscheinen, wie das ja auch bei unserer Aneimia vielfach der Fall ist. Wenn die die Sorophore tragenden Blatteile stärker gestreckt sind und ihre vegetative Ausbildung verlieren, erhalten wir die Gestalt, welche bei den übrigen Aneimien vorhanden ist.

Fig. 7. Aneimia rotundifolia. Fieder 3. Ordnung von der Seite gesehen, stark vergr. Man sieht, daß die drei sichtbaren Fiedern 4. Ordnung eine zweischneidige Scheitelzelle besitzen.

Prantl (a. a. O. S. 18) führt von ihnen nur an, daß die weiteren Verzweigungen fiederig angeordnet seien, auch da wo (wie z. B. bei A. humilis, A. pilosa) am sterilen Primärsegment die Costa sich nahe der Basis dichotomisch auflöst, daß ferner diese Verzweigung sich in mehreren Graden wiederholt, und endlich die Mesophyllbildung ganz oder nahezu ganz unterdrückt ist.

Dagegen hielt er ein genaues Studium der Verzweigung der fertilen Primärsegmente nicht für durchführbar, „weil die verschiedenen Rippen sich gewöhnlich vorwärts strecken und dicht aneinander liegen“.

Es schien aber die Frage von Interesse, ob die fiederige Verzweigung der fertilen Fiedern sich ebenso oder anders verhält als die der fertilen Blatteile von Schizaea. Für diese wurde früher[1]) nachgewiesen, daß die einzelnen Fiedern aus zweischneidigen Randscheitelzellen hervorgehen — wofür mir bei vegetativen Farnblattfiedern bis

1) Organographie, 3. A. S. 1258.

jetzt kein Beispiel bekannt ist. Prantl (a. a. O. S. 4 und 40) war der Ansicht, daß die Anlage weiterer Seitenlacinien stets von mehreren Randzellen ausgehe (auch bei den fertilen Fiedern) und nur die Sporangien aus einzelnen Randzellen entstehen.

Die Untersuchung der jungen Sporophylle von A. rotundifolia bestätigte zunächst, daß die Verzweigung monopodial erfolgt, und das zu einer Sporophyllfieder verwendete Zellenmaterial erheblich kleiner ist, als das am Scheitel befindliche. Die Fiederanlagen besaßen Randzellwachstum. Aber wenn die Entwicklung sich der Sporangienbildung nähert, finden sich auch Sporophyllfiedern, die mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wachsen (Fig. 7). Da auch die Sporangien aus randständigen Zellen hervorgehen, so ist es nicht immer ganz leicht, junge Sporangien von jungen (auch aus einer Randzelle hervorgehenden) Fiedern zu unterscheiden. Die letzteren treten aber in dem älteren Entwicklungsstadien dadurch hervor, daß ihre Scheitelzelle jetzt schon zahlreiche sterile, zum Blattaufbau verwendete Segmente gebildet hat (Fig. 7), während die Sporangienmutterzelle bald durch Auftreten einer periklinen Wand ihr begrenztes Wachstum erkennen läßt (Fig. 8).

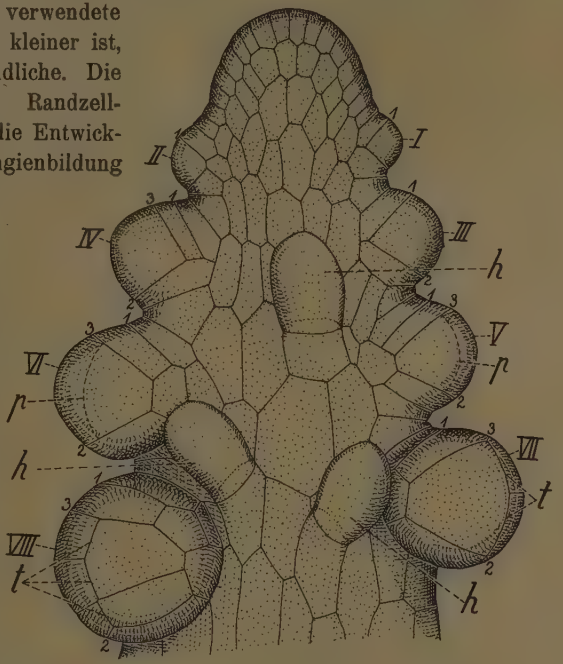


Fig. 8. Ancimia rotundifolia. Fieder 4. Ordnung mit jungen Sporangien *I—VIII*; *h* Haare; *1*, *2*, *3* die Segmentierungswände der Sporangienanlagen; *p* Periklinalwand, welche die Kappenzelle vom Archospor abgrenzt; *t* Transversalwand der Kappenzelle. Die Sporangien *I—VI* sind von der Seite gesehen, *VII* und *VIII* (die sich aufgerichtet haben) schräg von oben.

Mit Rücksicht auf früher[1]) erörterte Fragen sei noch angeführt,

1) Goebel, Die Symmetrieverhältnisse der Pteridophytensporangien. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. XXXIX (1928), p. 170 ff.

daß das dreiseitig pyramidale Archespor eine Fläche nach außen kehrt, also dem späteren Stomium zu, dessen Lage also sehr frühzeitig durch die inneren Symmetrieverhältnisse des jungen Sporangiums bestimmt wird.

Es gibt also Sorophore mit Randzellwachstum und solche mit Scheitelzellwachstum — das jedenfalls auch in Randzellwachstum umgeändert werden kann. Hier handelt es sich vor allem darum, daß die letztgenannten Sorophore auch aus einzelnen Randzellen hervorgehen können wie die Sporangien — wie das auch für Schizaea nachgewiesen wurde.

Stevens[1]) hat die Angabe, daß die Sporangien aus je Einer Zelle hervorgehen, mit Unrecht angezweifelt. Die Zellen bilden zunächst Segmente, welche den kurzen Stiel des Sporangiums aufbauen, möglicherweise auch solche, die dem Sorophorgewebe hinzugefügt werden. Später richten die zunächst in der Fläche des Sorophors liegenden Sporangien sich dann so auf, daß sie annähernd rechtwinklig zum Sorophor stehen. Dieser Vorgang ist bei den Sporangien *VII* und *VIII* Fig. 8 schon weit fortgeschritten.

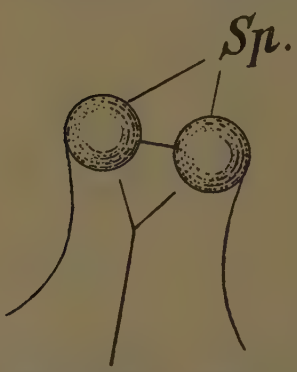


Fig. 9. Aneimia sp. Blattzipfel, der zwei Sporangien *(Sp)* trägt, zu denen je ein Leitbündelast verläuft. Schwach vergr.

Die Tatsache, daß auch die Sorophore — wenngleich nicht immer — mit einer Scheitelzelle wachsen können hat aus zwei Gründen einiges Interesse. Einmal ist damit eine Übereinstimmung mit Schizaea hergestellt, deren fertile Fiedern (soweit untersucht) mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wachsen.

Zweitens aber ist damit eine Übereinstimmung mit der Entstehung der Sporangien nachgewiesen. Auch diese entstehen ja aus einzelnen Randzellen.

Wenn wir Sporangien und Sorophore als in gewissen Sinne gleichwertig betrachten, so kann es auch nicht verwundern, daß bei den Keimpflanzen der hier besprochenen Aneimia das Sporangium auf das Ende eines mit seitlichen Sporangien versehenen Sorophors bilden kann (Fig. 10, 11). Wenn wir bedenken, daß auch Sporangien vorkommen, die ganz denen von Mohria in ihrer Stellung gleichen (Fig. 9) (nur daß sich unter ihnen, wenigstens in dem beobachten Falle nicht

1) Stevens, Sporangia of Aneimia. Ann. of Botany, XXV.

ein Blattzipfel vorschiebt), so sehen wir, daß unsere Aneimia nicht nur so ziemlich alle Möglichkeiten der ganzen Schizaeaceengruppe aufweist, sondern sogar Anklänge an Botrychium. Tatsächlich fassen wir nicht ein einzelnes Sporangium von Aneimia als einem Botrychiumsporangium homolog auf, sondern diese entspringen einem Blattzipfel bzw. dem fortwachsenden Ende eines Blattnerven, welcher statt Ein Sporangium zu bilden ein Sorophor mit einer Anzahl von Sporangien entwickelt. Man kann das deutlich sehen an den Sporangien unserer Aneimia, zu denen noch ein Seitenast eines Blattnerven verläuft (*L* Fig. 11). Hier hätte sich eigentlich eine Sorophorfieder bilden sollen, die mit einem Sporangium endigt. Aber es ist statt einer Anzahl von Sporangien nur ein einziges aufgetreten und damit natürlich das Wachstum der Fieder frühzeitig beendigt. So erklärt sich das scheinbare Paradoxon, daß ein Botrychiumsporangium zugleich einem Aneimiasporangium und einer Sorophorfieder homolog sein kann. Es handelt sich bei der Sorophorbildung um eine Vermehrung der Sporangienzahl, wie wir sie auch bei der Sorusbildung antreffen.

Fig. 10. Aneimia sp. Sporophyllteil einer Keimpflanze. *T* zwei an den Sorophoren terminale Sporangien. Nur drei der Sporangien sind annähernd normal, die anderen verkümmert.

Fig. 11. Aneimia sp. Sorophor mit zwei unteren Sporangien, zu denen je ein Leitbündel vorläuft. Diese Sporangien entsprechen eigentlich sekundären Sorophorfiedern, an denen sie terminal stehen.

Die Sporangien waren an den im Winter beobachteten Keimpflanzen in mehr oder minder starkem Grade verkümmert. Wenn auch manchmal der Anulus teilweise ausgebildet war, so war doch die Teilung des Archespors verhindert. Im Februar fanden sich aber groß-

gewordene Sporangien mit Sporen, deren Keimfähigkeit noch nicht geprüft wurde.

Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß wir bei den Schizaeaceen zweierlei Anordnungsverhältnisse der Sporangien zu unterscheiden haben:

1. Eine primitive mit der von Botrychium übereinstimmende: je ein Sporangium an Stelle einer Blattfieder am Ende eines Nerven: Mohria, Lygodium.

2. Der Nerv wächst, statt ein terminales Sporangium zu bilden aus, und erzeugt eine Mehrzahl von Sporangien, er bildet ein „Sorophor" (Aneimia, Schizaeca). Das ist ein Verhalten, wie es der Sorusbildung bei anderen Leptosporangiatenformen gleicht. Auch bei diesen steht der Sorus ursprünglich am Ende eines Nerven. Wenn statt eines Sporangiums rings um den Nerven mehrere entstehen, erhalten wir einen Sorus. Dessen Sporangien unterscheiden sich von den am Sorophor der Schizaeaceengattungen Aneimia und Schizaea stehenden nur durch ihre Entstehungsfolge und ihre dicht gedrängte Stellung. Diese Auffassung macht auch die Beobachtung verständlich, daß bei Aneimia Übergänge vom Einzelsporangium zum Sorophor nachgewiesen werden konnten, Übergänge, welche den „Status nascens" der der Sorusbildung homologen Sorophorbildung noch aufweisen.

In der Mitteilung über A. elegans wurde hervorgehoben, daß eine sichere Antwort auf die Frage, ob man sie als primitiv oder reduziert betrachten solle sich derzeit nicht geben lasse. Die im vorstehenden angeführten Beobachtungen legen, wie mir scheint, die Auffassung nahe, daß A. elegans auf einem Jugendstadium stehen geblieben ist, das bei unserer Aneimia (vielleicht auch bei anderen Arten) nur als Jugendstadium auftritt. — Zugleich sehen wir, daß die Verschiedenheit zwischen den beiden Sporophylltypen (Hemi- und Holosporophyll) eine weniger scharfe ist, als es zunächst erscheinen könnte. Sie können beide bei ein und derselben Art auftreten.

Die oben kurz geschilderten Sporophyllverhältnisse der Keimpflanzen geben uns auch einen Anhaltspunkt für die Erörterung der Frage wie die merkwürdigen basitonen Sporophyllfiedern der meisten Aneimiaarten aufzufassen sind. Wie sind diese rispenartigen, oft eine Länge von 25 und mehr Zentimeter erreichenden, mit vielen Hunderten von Sporangien besetzten Gebilde zustande gekommen? Sie sind so spezialisiert und so scharf von den vegetativen Blatteilen unterschieden, wie bei kaum einem anderen Farn. Diese Sporophyllform leitet sich ab von einer, bei der die basalen Fiedern zwar auch fertil aber nicht ausschließlich mit der Sporangienbildung betraut

waren. Wir sahen sie bei den Keimpflanzen auch im oberen sonst sterilen Sporophyllteil als fertile Auszweigungen auftreten, deren Gestalt — von der Indusiumbildung abgesehen — ganz der der fertilen Blattfiedern von Lygodium entspricht. Wenn wir uns denken, daß die basalen fertilen Blatteile eine starke Förderung erfuhren, sich reichlich verzweigen und mehr Sporangien ausbilden, so kann damit korrelativ eine Hemmung der Sporangienbildung in dem weiter oben befindlichen Blatteil verbunden gewesen sein, zumal die basalen Fiedern die ältesten sind. Wir betrachten also das Verhalten unserer Keimpflanzen und der Aneimiaarten, bei welchen außer den basalen Fiedern auch weiter oben liegende Blatteile fertil sind als ein primitiveres, die langen basalen Sporophyllrispen als abgeleitet. Daß die letzteren durch die Menge der gebildeten Sporen und durch ihre aufrechte Stellung für die Sporenverbreitung besonders geeignet sind, braucht kaum betont zu werden.

Ehe auf die Frage nach dem Zustandekommen der beschriebenen „Neotenie" eingegangen wird, sei nur noch die Ausbildung der Spaltöffnungen erwähnt.

Den Spaltöffnungen hat Prantl bei Aneimia als systematisches Merkmal einen besonderen Wert beigelegt. Er sagt (a. a. O., S. 34) „Über die zur Genüge bekannten, mitten in einer Epidermiszelle liegenden Spaltöffnungen vieler Aneimien kann ich den bisherigen Angaben nichts Neues hinzufügen, außer der Tatsache, daß diese Eigentümlichkeit mit anderen Merkmalen ziemlich parallel geht. Es kommt nämlich diese Form der Spaltöffnungen nur dem Subgenus Euaneimia und aus dem Subg. Aneimiorhiza der einzigen A. mexicana zu. In den Diagnosen bezeichne ich diese Spaltöffnungen als Stomata libera[1]), die an der Vorderwand der Epidermiszellen anliegenden als St. applicata, und die durch ein Membranstück mit derselben verbundenen als St. suspensa. Die beiden letzteren Formen kommen am gleichen Blatt untereinander gemengt vor . . . Es spricht dies alles für die auch sonst begründete Annahme, daß die St. libera aus den St. applicata hervorgegangen sind, und zwar in der von Euaneimia repräsentierten Entwicklungsreihe herrschend wurden, in der Reihe Aneimiorhiza aber nur an einzelnen Formen auftraten."

Diese Annahme Prantls wird wesentlich dadurch gestützt, daß bei unserer Aneimiaart sowohl Stomata libera als St. applicata und St. suspensa vorkommen — ein Fall, der Prantl nicht begegnet war.

Bei einer flüchtigen Betrachtung der Primärblätter könnte man glauben, es seien nur freie Spaltöffnungen vorhanden. Eine genauere

1) Was freilich der Bedeutung des Wortes „liber" eigentlich nicht entspricht! G.

Betrachtung zeigt, daß außer diesen auch gar nicht wenige „Stomata applicata" vorhanden sind — seltener treten auch „St. suspensa" auf. Einen Übergang von den St. applicata zu den freien bilden die, welche zwar ganz in der Nähe einer Membraneinbuchtung liegen, aber doch von dieser getrennt sind. Die Entwicklungsweise ist eine ganz ähnliche wie sie für die Abtrennung der generativen Zelle in den Mikrosporen der Angiospermen früher[1]) dargestellt wurde. Wie bei dieser, teilt sich auch eine Epidermiszelle des Farnblattes in eine kleinere Zelle, die Spaltöffnungsmutterzelle und eine größere, die zur Epidermiszelle wird. — Bei den St. applicata wird die Abtrennung der beiden Zellen eine feste — bei der St. suspena wird die Ansatzstelle als „Aufhängemembran" ausgezogen werden. Bei den St. libera aber tritt die Spaltöffnungsmutterzelle (im Unterschied von der generativen Zelle in den Angiospermen — Mikrosporen) — vom Anfang an frei im Inneren einer Epidermiszelle auf.

Die angeführte Beobachtung gab Veranlassung, auch ein Primärblatt von A. Phyllitidis zu untersuchen[2]). Auch bei diesem fanden sich einzelne „St. applicata" und „suspensa" aber in geringerer Anzahl als bei Aneimia sp. Strasburger[3]) fand St. applicata auch bei Folgeblättern dieser Art. Jedenfalls ist aber das Vorhandensein einer größeren Anzahl nicht „freier" Spaltöffnungen kein Grund, um unsere Pflanze nicht zu Euaneimia zu stellen. Und das Vorkommen der anderen Spaltöffnungslagen kann als ein Übergang von den Verhalten von Aneimia elegans (das nur St. applicata besitzt) zu den Formen betrachtet werden, deren Folgeblätter (nach den bisherigen Angaben) nur „freie" Spaltöffnungen aufweisen. Die Auffassung, daß diese eine spätere Ausbildungsform darstellen, wird dadurch bestätigt. Darauf weist ja auch die Tatsache hin, daß auch bei einigen Polypodiaceen freie Spaltöffnungen aufgetreten sind (Niphobolusarten, Drymoglossum heterophyllum, Monogramme[4]), Polypodium Lingua). Soweit mir bekannt, hat das Vorkommen der „freien" Spaltöffnungen zu keinerlei funktionellen Deutungen Veranlassung gegeben — man darf es wohl als ein „zufälliges" betrachten.

Das weitere Verhalten der besprochenen Keimpflanzen war da-

1) Organographie, 2. A., S. 1720.

2) Bei einem Primärblatt von A. mandioccana waren nur freie Spaltöffnungen vorhanden.

3) Jahrb. für wissensch. Botanik V und VII (zitiert nach de Bary).

4) Vgl. Flora 117 (1924), Fig. 9, IX, S. 114. Die Literatur über die Aneimiaspaltöffnungen ist angeführt bei de Bary, vgl. Anatomie (1877), S. 45.

durch merkwürdig, daß im Mai bei ihnen sterile Blätter auftraten, teils einfache, teils dreizählige, die größer und länger gestielt waren als die oben geschilderten fertilen Primärblätter. Damit wird ein neuer Entwicklungsabschnitt eingeleitet, der dann später zum Auftreten der normalen Basis von Sporophyllfiedern führte. Diese Sporophyllfiedern traten zum Teil schon auf an Blättern, die sonst nur ein Endblättchen und zwei Seitenblättchen hatten, die sie bedeutend überragten. Die vegetativen Blättchen wichen aber an Größe und Gestalt von denen der Herbarexemplare von A. oblongifolia ab. Sie waren größer als diese und nicht „antice truncata“ (Prantl a. a. O., S. 105), sondern unten oder nach der Mitte hin am breitesten, nach der Spitze hin verschmälert. Die Behaarung trat deutlich hervor. Die Nerven anastomosierten teilweise wie bei A. Phyllitidis. Die anfangs vermutete Zugehörigkeit unserer Pflanzen zu A. oblongifolia ist durch die später auftretenden Blätter wieder sehr zweifelhaft geworden. Sicher ist nur, daß sie zum Subgenus Euaneimia gehören, die Blattgestalt spricht aber für ihre Einreihung in die Sektion Phyllitidis. Erwähnenswert ist, daß selbst unter den in der zweiten Wachstumsperiode aufgetretenen fertilen Blättern (die sich wie üblich von den vegetativen auch durch einen längeren Stiel unterschieden) eines war, dessen Fiedern alle fertil und aufgerichtet waren.

Nur eine wiederholte Aussaat der Sporen könnte feststellen, ob die Keimpflanzen unserer Aneimiaart immer das merkwürdige im vorstehenden beschriebene Verhalten aufweisen oder ob es sich um eine durch die Kulturbedingungen oder um eine Mutation oder eine durch Kreuzung veranlaßte Bastardspaltung handelt.

Wir kennen ja eine Anzahl von Beispielen dafür, daß der vegetative Abschnitt der Entwicklung der bis zur Bildung der Fortpflanzungsorgane verstreicht, sehr erheblich abgekürzt werden kann, es sei nur an den bekannten Fall der verfrüht blühenden umgepflanzten Picea excelsa erinnert.

Wie diese vorzeitig blühenden (aber keine Samen ansetzenden) in ihrer vegetativen Entwicklung zunächst gehemmten Piceakeimpflanzen später dann wieder zum rein vegetativen Wachstum übergehen und erst nach längerer Zeit das normale blühbare Alter erreichen, so könnten auch die Aneimiakeimpflanzen durch äußere Einflüsse zur verfrühten Sporophyllbildung angeregt worden sein.

Freilich müßten diese Einflüsse sich dann allgemein geltend gemacht haben. Denn es war eine größere Anzahl (etwa 50) von Keimpflanzen, welche alle im wesentlichen dasselbe Verhalten — wenn auch mit

mancherlei Abänderungen zeigten. Daß alle diese Keimpflanzen nur deshalb sich gleich verhalten, weil sie auf (nicht bekannte) äußere Einwirkungen gleich reagierten, ist möglich. Aber andere unter denselben Bedingungen ausgesäte Aneimiaarten verhielten sich ganz „normal".

Ferner könnte man die Vielgestaltigkeit der Keimpflanzen auf hybridogene Spaltungen zurückführen. Dagegen spricht aber einerseits, daß die verschiedenen Formen der Sporophyllbildung ja nicht auf getrennten Pflanzen vorkommen, daß Kreuzungen bei Farnen selten und wo sie vorhanden sind — soweit meine Erfahrungen reichen — nur verkümmerte nicht keimungsfähige Sporen aufweisen. Jedenfalls ist es so bei dem berühmtesten Farnbastard bei Asplenium germanicum — bei dem auch ich nie keimfähige Sporen antraf. Das schließt natürlich nicht aus, daß es andere mit keimfähigen Sporen versehene Farnbastarde gibt. Prantl führt auch für Aneimia drei Bastarde (bei denen allem A. Phyllitidis beteiligt ist) an, auf deren Bastardnatur er aus der völligen Degeneration der Sporen schließt (a. a. O. S. 120).

Die nach Prantls Annahme durch Kreuzung von A. collina, ciliata und hirsuta entstandenen Hybriden würden Eltern haben, die alle derselben Subgenus Euaneimia angehören, wenn auch verschiedenen Sektionen derselben. Bei unserer Form müßte man aber wohl allenfalls an eine Kreuzung mit einer der Millefoliumgruppe angehörigen Art denken, denn bei dieser sind die Spreiten 3—4fach gefiedert und die Segmente des fertilen Blattes alle oder wenigstens die meisten fertil. Die Millefoliumgruppe gehört der Untergattung Hemianeimia an, welche keine freien Spaltöffnungen besitzt („Stomata applicata vel. suspensa"). Aber einstweilen scheint mir die Annahme eines hybridogenen Ursprungs unserer Aneimia nicht recht wahrscheinlich.

Herrn Prof. Dr. W. Troll, der die Abbildungen 7, 8, 10, 11 ausführte, möchte ich für diese Unterstützung bestens danken.

Zusammenfassung.

1. Die Keimpflanzen einer Aneimiaart (Subgenus Euaneimia) zeigten folgende merkwürdige Eigenschaften.

a) Verfrühtes Auftreten der Sporangienbildung (schon an den Primärblättern).

b) Die fertilen Blatteile zeigen nicht die sonst bei Aneimia übliche starke Umbildung (gegenüber den Laubblättern), sondern sind stärker gestreckte und reicher verzweigte Laubblatteile.

c) Fertil werden kann entweder nur der basale Teil des Primärblattes oder das ganze. Es treten somit die sonst meist auf ver-

schiedene Arten verteilten Eigentümlichkeiten der Sporophyllbildung hier im Wechsel an Einer Pflanze auf.

2. Die Sporangien können auch am Ende von Sorophorfiedern auftreten. Sie entsprechen ursprünglich einer Sorophorfieder, die auch zuweilen mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wächst.

3. Die Primärblätter zeigen alle drei bei Aneimia vorkommenden Anordungstypen von Spaltöffnungen.

4. Erörtert werden die Beziehungen der einzelnen Sporophylltypen der Schizaeaceen zueinander. Namentlich wird die Übereinstimmung der Primärblattsporophylle mit denen von Aneimia elegans hervorgehoben.

5. Ebenso ergeben sich neue Anhaltspunkte dafür, daß auch die Sporangien von Aneimia ursprünglich einer Blattfieder homolog waren, wie dies bei Botrychium der Fall ist.

Die Organbildung ist also bei Aneimia eine viel weniger starre als man bisher angenommen hat. Ihre Beeinflußbarkeit durch äußere Einwirkungen bedarf noch näherer Untersuchung.

Umkehrung der Spirotrophie bei Cordyline?

(Eine Zurechtstellung.)

Von **Robert von Veh.**

In meiner Arbeit „Untersuchungen und Betrachtungen zum Blattstellungsproblem“ (Flora 1930) habe ich einen Fall echter und einen Fall scheinbarer Umkehrung der Spirotrophie bei Costus speciosus feststellen können.

Im Hinblick auf die deutlich ausgeprägte Asymmetrie der Blätter bei den Cordylinen habe ich bei Vertretern einiger Arten nach einer eventuellen Umkehrung der Spirotrophie gesucht und eine scheinbare Bestätigung meiner Erwartung gefunden: bei einer Cordyline hybrida und drei Cordyline rubra-Exemplaren habe ich die gesuchte Umkehrung der Blattstellung gefunden, die betreffende Cordyline hybrida auf S. 117 meiner Arbeit im Diagramm abgebildet, die Größenverhältnisse der Blätter in der Tabelle auf S. 118 wiedergegeben.

Herr Prof. J. C. Schoute hatte die große Freundlichkeit mich durch sein Schreiben vom 24. Okt. 1930 auf den meiner Auffassung zugrundeliegenden Irrtum aufmerksam zu machen: „Auf S. 117 beschreiben Sie die Umkehrung der Spirotrophie bei Cordyline. Diese Umkehrung ist jedoch nur vorgetäuscht; es handelt sich um Sympodiumbildung mit antidromem Seitensproß. Das geht schon deutlich aus Ihren eigenen Angaben hervor, nämlich aus den angeführten Blattlängen. Der Muttersproß schickt sich wie immer bei Dracaena unter allmählicher Abnahme der Blattlängen zur Infloreszenzbildung an; der junge Achselsproß zeigt in seinen Blättern eine zunehmende Periode. Wenn Sie an der betreffenden Stelle der Pflanze die Blätter entfernen, werden Sie die zur Seite gedrängte Infloreszenz oder deren Narbe noch wohl vorfinden; die Zergliederung des Sympodiums wird dieses sicherlich tun.“

Es war mir erst am 8. März d. J. möglich, die fragliche Cordyline hybrida einer Untersuchung zu unterziehen. Inzwischen hatte sie allerdings die fraglichen Blätter abgeworfen. Doch hatte sich der Vorgang am neuen Zuwachs wiederholt, und zwar in der von Schoute geschilderten Weise. Somit ist bei den Cordylinen eine Umkehrung der Spirotrophie bisher nicht nachgewiesen.

Die Blattstellung der untersuchten Sprosse von Costus speciosus, die in den Diagrammen auf S. 113, 114 und 115 meiner Arbeit widergegeben ist, wurde aus der Stellung der Achselsprosse abgeleitet, die Sprosse stellten einheitliche Monopodien dar. Somit können die durch die Untersuchung festgestellten Tatsachen als gesichert betrachtet werden.

Im Hinblick auf die prinzipielle Bedeutuug der Umkehrung der Spirotrophie für die Vorstellung von der Autonomie der Gestaltung, wären weitere Beobachtungen in dieser Hinsicht von Interesse.

Der Direktion des Münchener Botanischen Gartens sage ich für die geopferte 2 m hohe schöne Cordyline hybrida meinen besten Dank.

Botanische Mitteilungen aus den Tropen.

Von **Wilhelm Troll** (München).

(Ergebnisse der Sunda-Expedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft 1929/30.)

III. Dictyotopsis propagulifera W. Troll, eine neue Brackwasseralge ostindischer Mangrovegebiete.

Mit 18 Abbildungen und 1 Tabelle im Text.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 474
I. Standort und Wuchsform 475
II. Bau und Wachstumsweise des Thallus
1. Die Form des Thallus 481
2. Das Scheitelzellwachstum 482
3. Die Verzweigung 485
III. Die Anhangsorgane des Thallus
1. Die Rhizoiden 486
2. Die Brutkörper 488
IV. Die systematische Zugehörigkeit von Dictyotopsis 495
Diagnose 502

Einleitung.

Die eigenartigen Lebensbedingungen der Mangrovewälder bringen es mit sich, daß in ihnen eine Moosvegetation nach Art jener, wie wir sie in den Wäldern des Binnenlandes und der Gebirge antreffen, fehlt. Die Moose werden in ihnen von Algen vertreten, namentlich von zierlichen Florideen (Arten von Caloglossa, Lomentaria, Bostrychia u. a.), welche auf den Stämmen und Luftwurzeln der Mangroven leben und auf ihnen mitunter dichte Überzüge bilden. Der Boden ist gewöhnlich frei von Algen. Nur in der Umgebung von Stämmen und Wurzeln kommt darauf eine kleinwüchsige Dictyota spec.[1]) vor, die aber in ständigem

1) Wohl eine der Dictyota ceylanica Kützing nahestehende Form. Bestimmtes wird darüber erst zu sagen sein, wenn mein gesamtes, in den ostindischen Mangroven gesammeltes Algenmaterial bearbeitet ist. Häufig wachsen diese Dictyota-Pflanzen auch auf abgestorbenen Stämmen und Wurzeln, seltener gehen sie auf lebendes derartiges Substrat über.

Kampfe mit den Schlammabsätzen liegt und nur mit ihren fortwachsenden Thallusästen darüber hervorragt.

Besonders üppig ist diese Algenvegetation in Brackwassergebieten entwickelt, vor allem also im Mündungsbereich von Flüssen. Dort entdeckte ich in ihr auf Sumatra und auf der Insel Ambon auch eine thallose Pflanze, die in Habitus und Färbung stark an eine zwergige Dictyota erinnert. Es bedurfte jedesmal genaueren Zusehens, um sie von der an denselben Örtlichkeiten wachsenden Dictyota spec. zu unterscheiden. Es handelt sich um eine neue Form, die unter anderem durch ihre reichliche Brutkörperbildung merkwürdig ist. Dieser Eigentümlichkeiten wegen möchte ich sie als „Dictyotopsis propagulifera" bezeichnen.

Im folgenden soll zunächst eine Beschreibung ihres Vorkommens, sodann des Thallus und seiner Anhangsorgane gegeben werden. Leider gelang es mir, trotz unermüdlichen Suchens an verschiedenen Lokalitäten und zu verschiedenen Zeiten, weder auf Sumatra noch auf den Molukken Fortpflanzungsorgane an der Pflanze aufzufinden. Die Frage nach ihrer systematischen Zugehörigkeit, auf die aus diesem Grunde eine endgültige Antwort freilich nicht gegeben werden kann, wird am Schluß erörtert werden. Dort findet sich auch eine die wesentlichen Merkmale zusammenfassende Diagnose.

I. Standort und Wuchsform.

Erstmals begegnete mir Dictyotopsis auf Sumatra, und zwar im Mündungsgebiet von Beláwan. Ich konnte sie dort an zwei Stellen sammeln, an welchen beiden sie in großer Menge wuchs und braune Überzüge auf knolligen Erhebungen des Schlammbodens bildete. Es handelt sich also um eine ausgesprochene Erdpflanze, nicht um einen Epiphyten. Der eine Fundort liegt auf der Beláwaninsel, zwischen Beláwan und dem Fischerdorfe Bagan-Deli, der andere an der Nordseite des Sungai Nunang, eines Krieks, der in den Sungai Beláwan ausmündet. Auf Ambon traf ich Dictyotopsis nur an einer ziemlich beschränkten Stelle an, nämlich in dem Delta des Wai Tonahitu, der einzigen, etwas ausgedehnteren Schwemmlandmangrove, die ich in den Molukken kennenlernte[1]).

Die Lebensbedingungen der Pflanze weisen an den beiden, weit von-

1) Vgl. dazu die Kartenskizzen in Troll, W. und Dragendorff, O.: Über die Luftwurzeln von Sonneratia Linn. f. und ihre biologische Bedeutung (Planta 13, 311 [1931]), und zwar für das Mündungsgebiet von Beláwan Taf. I, für Ambon Abb. 9 dieser Arbeit.

einander entfernten Standorten eine unverkennbare Ähnlichkeit auf. Sie gehört nämlich sowohl auf Sumatra wie auf Ambon einer Zone des Mangroveareals an, die nicht regelmäßig, sondern nur von den Springfluten und den höheren Fluten, welche den Springtiden unmittelbar vorausgehen und nachfolgen, überschwemmt wird. Diese Verhältnisse seien zunächst an einem schematischen Profil durch die Mangroveküste bei Beláwan erläutert (Fig. 1).

Man kann, was die Verteilung der Vegetation anlangt, im allgemeinen drei Zonen unterscheiden. Seewärts wird die Küste eingefaßt von einem Saum vegetationsloser Watten, die den örtlichen Verhältnissen gemäß wechselnde Breite besitzen. Auf sie folgt landwärts der Mangrovegürtel, der am breitesten entlang den Flüssen und Flußarmen ist, wo er schließlich in die Nipazone übergeht. Seitlich von den Flußläufen treten zumeist andere Übergangsformationen auf, vor

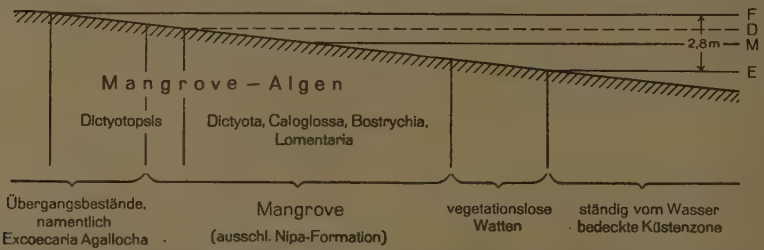


Fig. 1. Schematisiertes Profil durch die Mangroveküste bei Beláwan. *F* Wasserspiegel bei Springflut, *E* bei Springniedrigwasser; *M* mittlerer Wasserstand (74,0 dm des Pegels von Beláwan); *D* untere Grenze der Dictyotopsis-Zone (entspricht der unterbrochenen Linie *D* in Fig. 2, d. h. einem Wasserstand von 81,0 dm).

allem Bestände des Blindbaumes, der Excoecaria agallocha L., die mit Vorliebe eine Zone besiedelt, welche nur noch von den höchsten Fluten erreicht und von den eigentlichen Mangrovegewächsen bereits gemieden wird.

Dieser Zonung schließt sich auch die Verteilung der Algenflora an. Die eigentlichen Mangrovealgen, also die Brackwasserformen von Caloglossa, Bostrychia, Lomentaria, Dictyota und anderen, sind auf die von Mangroven bestandene Zone beschränkt, in der sie an den Stämmen bis zur Flutgrenze hinaufreichen. Zu oberst fand ich regelmäßig eine kleine Chaetomorpha spec., auf die nach unten die genannten Florideen folgten, während Dictyota gewöhnlich den Schlammboden in der Umgebung der Stämme bewohnte.

In den äußeren, seewärts gelegenen Teilen des Mangrovewaldes sind die Stämme etwa bis zu 1 m Höhe von dieser epiphytischen Algen-

vegetation eingenommen. An seiner inneren Grenze, wo die Flut nur mehr wenig zur Geltung kommt, ist sie dagegen nur unmittelbar über dem Boden vorhanden. Auch hier zeigt ein von der eben schon erwähnten Chaetomorpha spec. gebildeter grüner Ring die Grenze des Flutwasserspiegels an.

In dieser Zone nun beginnt auch Dictyotopsis hervorzutreten, und zwar um so zahlreicher, je mehr wir uns landwärts in die Übergangsformation von Excoecaria agallocha hinein begeben, also in das Gebiet, das nur mehr von den höchsten Fluten berührt wird.

Die Breite dieses von Dictyotopsis bewohnten Streifens ist natürlich recht verschieden. Am Sungai Nunang bei Beláwan beträgt sie etwa 20 m. Wo der Boden steil abfällt, wie das an Gräben und Wasserläufen häufig der Fall ist, sind die Zonen der Thallophytenvegetation auf engsten Raum zusammengeschoben. Man findet dann die unteren feuchteren Teile der Böschung mit Florideen und Dictyota bewachsen, darüber breitet sich Dictyotopsis aus.

Den Einfluß der Gezeiten auf die Dictyotopsis-Zone am Sungai Nunang bei Beláwan soll eine tabellarische Übersicht (Tab. 1) erläutern, der in Fig. 2 auch eine graphische Darstellung beigegeben ist[1]). Das Vorkommen der Pflanze setzt dort in einer Höhe von 7—8 dm über dem mittleren Wasserstand des Pegels von Beláwan ein, sie wird also allein von Fluten, die dieses Niveau überschreiten, unter Wasser gesetzt. Das war in der Zeit vom 10. Januar bis zum 18. Februar 1929 nur an den in Tab. 1 schwarz umrahmten, im ganzen also an 21 Tagen der Fall.

Die Folge dieser unregelmäßigen und auf verhältnismäßig wenige Tage des Monats eingeschränkten Überflutung ist die relative Trockenheit des Schlammbodens der Dictyotopsis-Zone. Zwei am 5. Februar 1929, also in der Zwischenzeit zwischen zwei Springfluten, entnommene Schlammproben wiesen einen Wassergehalt von 21,13% und 26,50% auf, wohingegen das fast regelmäßig überflutete Substrat, auf dem Dictyota spec. wuchs, einen Wassergehalt von 40,60% und 51,81% zeigte.

Ähnliche Verhältnisse waren auf Ambon zu beobachten. Auch dort wird Dictyotopsis nicht von den äußeren, sondern von den landnahen Teilen des Mangroveareals beherbergt. Sie bevorzugt dem Einfluß häufiger Überflutung entzogene Erhebungen des Bodens, die sie in einem rasigen, fast polsterförmig zu nennenden Wuchs überzieht (Fig. 3), während in der Umgebung neben epiphytischen Florideen vor allem Dictyota wächst. Einen besonders merkwürdigen Anblick ge-

1) Die Tabelle und das Diagramm Fig. 2 sind nach der „Getijtafel voor de Beláwan-(Deli) Geul voor het Jaar 1929“ (Weltevreden 1928) ausgeführt.

Tabelle 1.

Überflutung der Dictyotopsis-Zone.

Die Zahlen der jeweils oberen Reihe geben das Datum, die der unteren Reihe die Erhebung des Flutwasserspiegels (in dm) über den mittleren Wasserstand von 74,0 dm an.

10. I.	11. I.	12. I.	13. I.	14. I.	15. I.	16. I.	17. I.	18. I.	19. I.
7,2	8,1	8,7	8,6	8,8	7,9	6,9	6,4	5,9	5,6
20. I.	21. I.	22. I.	23. I.	24. I.	25. I.	26. I.	27. I.	28. I.	29. I.
6,1	7,6	8,7	8,9	6,2	9,3	10,0	9,4	8,8	8,3
30. I.	31. I.	1. II.	2. II.	3. II.	4. II.	5. II.	6. II.	7. II.	8. II.
6,2	4,7	3,4	2,8	2,3	2,7	3,9	5,5	6,5	6,5
9. II.	10. II.	11. II.	12. II.	13. II.	14. II.	15. II.	16. II.	17. II.	18. II.
7.3	7,5	8,7	9,0	9,3	8,2	7,0	5,6	4,2	4,1

währen Luftwurzeln von Sonneratia, die in einen dicken Mantel von Dictyotopsis gehüllt sind (Fig. 4). Die Pflanze flüchtet sich auf sie an tiefer gelegenen Stellen, wo ihr offenbar der Boden wegen seiner höheren Feuchtigkeit als Standort nicht zusagt. An der Basis solcher Luftwurzeln fand ich denn auch, gleichsam mit Dictyotopsis ökologisch vikariierend, fast stets Dictyota.

Es handelt sich bei Dictyotopsis also um eine Pflanze, die nicht auf regelmäßige Überflutung angewiesen ist, ja eine solche sogar zu fliehen scheint und deshalb vorzüglich in der an die feuchteren Mangrovebestände landwärts sich anschließenden Übergangszone vorkommt. Sie hat darin unter den die Mangrovegebiete der großen Sundainseln bewohnenden Tieren ein interessantes Analogon in Sesarma taeniolata White, einer Krabbe, die nach Verwey überall da gemein ist, „wo das Gelände hoch genug liegt, um nicht von jedem Hochwasser erreicht

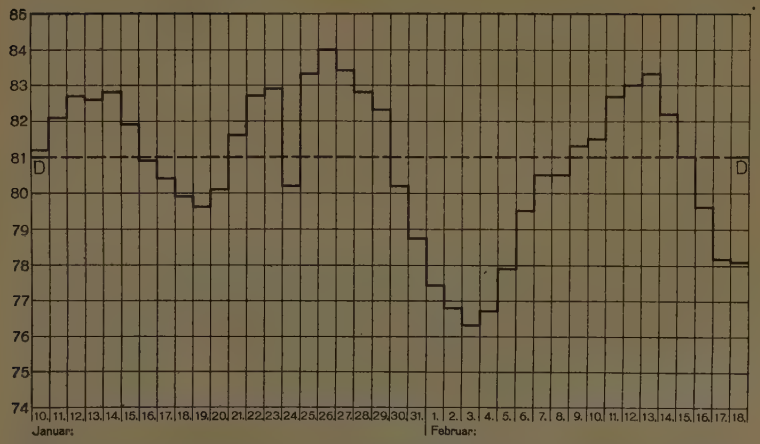


Fig. 2. Graphische Darstellung des Flutwasserstandes an der Küste von Beláwan in der Zeit vom 10. Januar bis 18. Februar 1929, bezogen auf den mittleren Wasserstand von 74,0 dm. Die unterbrochene Linie (*D*) bedeutet die untere Grenze der Dictyotopsis-Zone und entspricht einem Wasserstand von 81,0 dm (Linie *D* in Fig. 1).

Fig. 3. Dictyotopsis propagulifera, polster- bzw. rasenförmig wachsend. *A* Blätter einer Keimpflanze von Aegiceras, in der rechten unteren Ecke Früchte von Sonneratia alba. Die am Boden liegenden Blätter stammen größtenteils von Bruguiera caryophylloides. Delta des Wai Tonahitu, Ambon.

oder jedenfalls nicht für längere Zeit erreicht zu werden“[1]). Die Gefahr des Vertrocknens ist für Dictyotopsis nicht sehr groß, da sie mit dem nie völlig austrocknenden Schlamm in Berührung ist, durch gelegentliche Niederschläge atmosphärisches Wasser empfängt und überdies vor direkter Sonnenbestrahlung durch das Laubdach der Bäume geschützt ist. Im übrigen dürfte sie eine zeitweilige Dürre ohne Nachteil überdauern. Denn auch die erwähnten Mangrove-Florideen trocknen

Fig. 4. Dictyotopsis propagulifera, als Überzug an der Basis von Luftwurzeln der Sonneratia acida (*S*) und der Wurzelknorren von Bruguiera caryophylloides (*B*) wachsend. Das Dictyotopsis-Polster bei *s* umgibt die Basis einer abgestorbenen Sonneratia-Luftwurzel. *A* Keimpflanze von Aegiceras, *E* Keimpflanze von Bruguiera caryophylloides (an der Basis ebenfalls von Dictyotopsis eingehüllt), *C* abgefallene Blätter von Terminalia catappa. Delta des Wai Tonahitu, Ambon.

oft weitgehend aus, so daß sie spröde werden wie trockene Flechten. Nach dem Eintauchen in Wasser nehmen sie ihre ursprüngliche Gestalt und Beschaffenheit wieder an und lassen keinerlei Anzeichen einer Schädigung erkennen.

Nicht unerwähnt soll bleiben, daß in der Dictyotopsis-Zone ein Faktor in Wegfall kommt, der die Vegetation von Dictyota in dem

1) Verwey, J.: Einiges über die Biologie ostindischer Mangrovekrabben. Treubia **12**, 182 (1930).

feuchteren Mangrovegebiet stark beeinflußt: nämlich die Sedimentation. Wie wir schon oben angeführt haben, werden die Sprosse von Dictyota in Deltagebieten dauernd von Schlammabsätzen zugedeckt und ragen nur mit ihren fortwachsenden Enden darüber hervor. An den Standorten von Dictyotopsis dagegen spielt die Sedimentation keine irgendwie bedeutende Rolle, die Pflanzen können sich deshalb ungestört von einer ihr Wachstum beeinträchtigenden Schlammbedeckung entwickeln.

II. Bau und Wachstumsweise des Thallus.

1. Die Form des Thallus.

Die Gestaltung des Thallus von Dictyotopsis geht aus Fig. 5 hervor. Es handelt sich um unregelmäßig verzweigte bandartige Triebe, die

Fig. 5. Dictyotopsis propagulifera, Habitus. Dem Rand des Thallus entspringen zahlreiche Rhizoiden (*Rh*). *V* Vegetationspunkte. Vergr. 11fach.

mittels randbürtiger Rhizoiden dem Substrat angeheftet sind und mittels Scheitelzelle wachsen. Die Verzweigung, die stets von der Scheitelregion ausgeht, erinnert einigermaßen an die Verhältnisse, die wir bei vielen Aneura-Arten antreffen. Es übernimmt meist einer der Gabeläste die Fortsetzung des Sproßsystems, während der andere als Kurz-

trieb zur Seite gedrängt wird. Jedoch herrscht hierin im einzelnen keine strenge Gesetzmäßigkeit. So regelmäßig verzweigte Thalli wie Fig. 13 I sind selten.

Ebenfalls großen Schwankungen unterworfen sind die Ausmaße des Vegetationskörpers. Längenangaben sind von vornherein ungenau, weil der Thallus, indem er an der Spitze der Triebe fortwächst, von hintenher allmählich abstirbt. Der lebende Teil erreicht selten eine größere Länge als 12 mm. Seine Breite beträgt 0,8—1,5 mm.

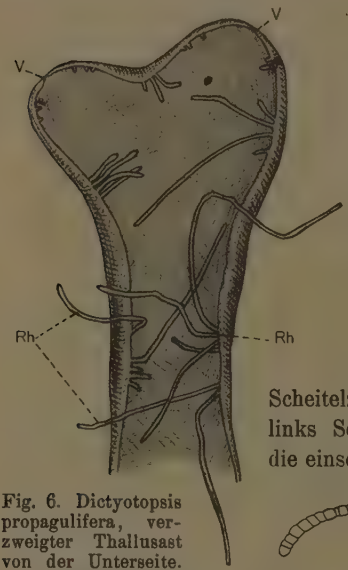


Fig. 6. Dictyotopsis propagulifera, verzweigter Thallusast von der Unterseite. *V* Vegetationspunkte, *Rh* Rhizoiden. Vergr.

Im Querschnitt stellt sich der Thallus dar als einschichtige Zellfläche (Fig. 7), die keinerlei Differenzierung in Rippe und Flügel erkennen läßt. Die Ränder sind, wie besonders deutlich die Unteransicht Fig. 6 zeigt, gewöhnlich nach unten eingekrümmt, was für das Festhalten von Wasser nicht ohne Bedeutung sein dürfte.

2. Das Scheitelzellwachstum.

Die Triebe von Dictyotopsis wachsen mit einer zweischneidigen Scheitelzelle, die abwechselnd nach rechts und links Segmente abgibt und auf diese Weise die einschichtige Zellfläche des Thallus aufbaut.

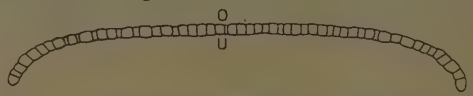


Fig. 7. Dictyotopsis propagulifera, Thallus im Querschnitt. *O* Ober-, *U* Unterseite. Vergr. 60fach.

Die Verhältnisse erinnern stark an das Scheitelwachstum der Metzgeria-Sproße. Das Ende der Triebe weist aber bei Dictyotopsis keine Einbuchtung auf, sondern ist abgerundet. Die Scheitelzelle selbst besitzt eine konvexe Außenwand (Fig. 8 I).

Auch die Teilung der Segmente verläuft anders als bei Metzgeria, für welche diese Vorgänge eingehend schon von Kny[1]) geschildert worden sind. Es teilt sich bei dieser Pflanze das junge Segment durch eine periklinale Wand in eine Rand- und eine Flächenzelle, worauf die

1) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der laubigen Lebermoose. Jahrb. wiss. Bot. 4, 64 (1865—1866).

Randzelle durch eine Antiklinale halbiert wird. Die weiteren Teilungen finden vor allem in den Randzellen statt, aus denen Randzellen höherer Ordnung und in der Hauptsache Flächenzellen hervorgehen.

Dictyotopsis verhält sich gerade umgekehrt, wozu man die Fig. 8 I und das zugehörige Schema Fig. 8 II vergleichen möge. Segment I ist

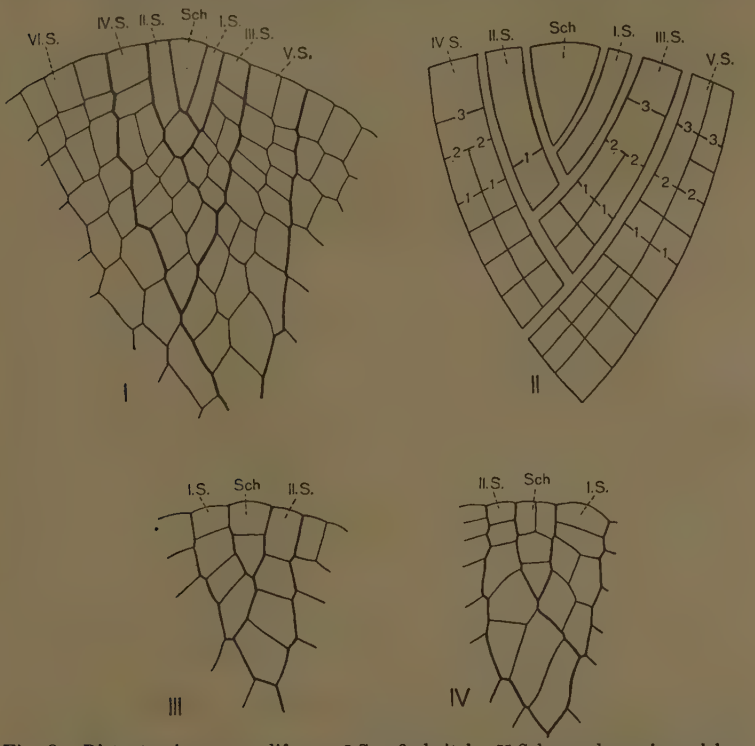


Fig. 8. Dictyotopsis propagulifera. *I* Sproßscheitel; *II* Schema dazu, in welchem die Segmente voneinander getrennt sind; *III* Sproßscheitel mit quergeteilter Scheitelzelle, *IV* mit Scheitelzelle, die durch zwei Querwände und eine Längswand in der peripheren Tochterzelle zerlegt ist. *Sch* Scheitelzelle; *I. S.*, *II. S.* usw. bedeutet I. Segment, II. Segment usw. Die Segmentgrenzen sind in *I*, *III* und *IV* mit stärkeren Linien hervorgehoben. Vergr. in *I* 250fach, in *III* und *IV* 180fach.

noch einzellig. In Segment II hat sich die erste Wand, die Periklinale 1, gebildet, der in Segment III die Periklinalen 2 und 3 gefolgt sind. Erst jetzt treten in den Segmentabschnitten antiklinale Wände auf, und zwar nicht vom randlichen, sondern vom innersten Abschnitt her, den wir kurz die Innenzelle nennen wollen. Den Antiklinalen folgen sodann

wieder periklinale Halbierungswände. Auf diese Weise erklärt sich der Aufbau der Segmente IV und V. Die Teilungen in den Randzellen spielen sich allemal zuletzt ab, z. B. ist der randliche Abschnitt von Segment IV noch ungeteilt, erst in Segment V ist auch darin eine Antiklinale wahrzunehmen. Die Segmente wachsen hier also nicht von der Randzelle her, sondern hauptsächlich durch lebhafte Teilungen in der Innenzelle, wie auch aus Fig. 8 I und II gut zu ersehen ist. Die Randzellen werden erst in den älteren Segmenten durch antiklinale Teilungen noch weiter zerlegt, teilweise werden sie auch stark in tangentialer Richtung gestreckt — Vorgänge, durch welche der Rand der Zellstreckung in der Thallusfläche folgt[1]).

Der fertige Thallus besteht, vom Rand abgesehen, aus lauter gleichartigen Zellen von annähernd rhombischem Umriß (Fig. 9 I), zwischen

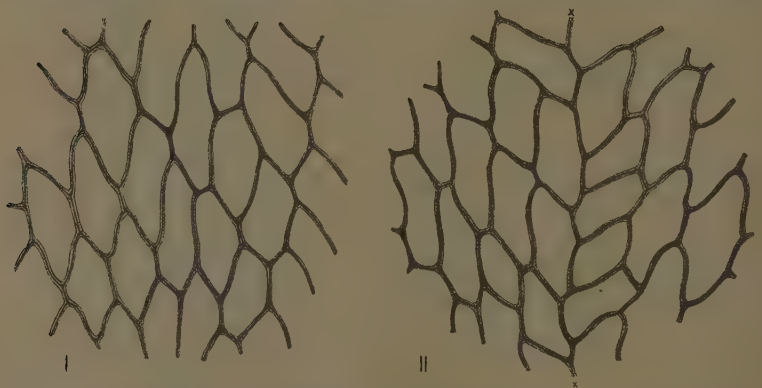


Fig. 9. Dictyotopsis propagulifera, Zellen von ausgewachsenen Teilen des Thallus. Bei ×× Segmentgrenze. Vergr. 200fach.

denen Segmentgrenzen nur ausnahmsweise noch gut zu erkennen sind (×× Fig. 9 II).

An zu Kurztrieben gewordenen Thallusästen kommt es nicht selten vor, daß die Scheitelzelle ihre Tätigkeit einstellt. Sie wird dann ähnlich wie ein gewöhnliches Segment aufgeteilt. Es entsteht zuerst eine

1) Etwas abweichend von dem geschilderten Verhalten verlaufen die Teilungen in den Segmenten der Brutkörper, wozu Fig. 14 und 15 zu vergleichen sind. Aber auch dort wird jedes Segment erst durch eine Reihe von Periklinalen zerlegt, bevor antiklinale Wände auftreten. Der Unterschied besteht darin, daß das Wachstum der Innenzelle nicht so stark gefördert ist, ja antiklinale Teilungen in den Randzellen bereits erfolgt sind, wenn die Flächenzellen des Segmentes noch keine solchen aufweisen.

Querwand (Fig. 8III), der eine zweite Querwand in der peripheren Hälfte folgt. Die Randzelle teilt sich meist noch durch eine antiklinale, senkrecht zur Thallusfläche stehende Wand (Fig. 8IV).

3. Die Verzweigung.

Volle Übereinstimmung zwischen Metzgeria und Dictyotopsis herrscht in der Verzweigung, bzw. den Vorgängen, welche zur Abgrenzung einer neuen Scheitelzelle aus der schon vorhandenen führen. Für Metzgeria sind diese seit Kny[1]) gut bekannt und oft geschildert worden. Des-

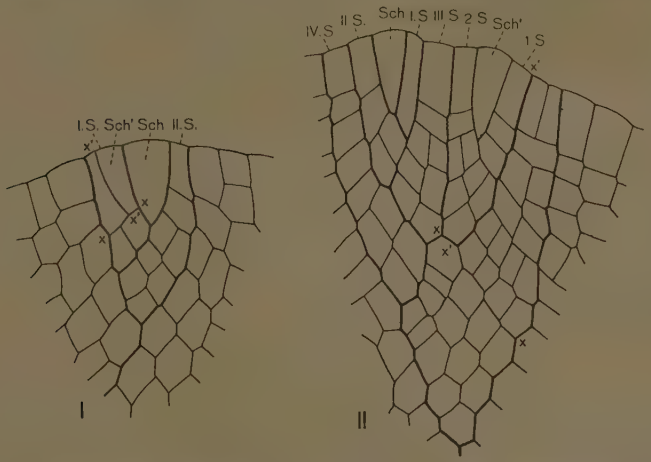


Fig. 10. Dictyotopsis propagulifera. *I* Anlage einer neuen Scheitelzelle, *II* fortgeschrittenes Stadium der Verzweigung. *Sch* die alte, *Sch'* die neue Scheitelzelle. Wegen der übrigen Bezeichnungen vergleiche man den Text und Fig. 8. Segmentgrenzen mit stärkeren Linien hervorgehoben. Vergr. 250fach.

halb genügt auch für Dictyotopsis wohl eine kurze Erläuterung an Hand der Fig. 10.

Ebensowenig wie bei Metzgeria findet bei Dictyotopsis eine Halbierung der älteren Scheitelzelle statt, wir haben es also nicht mit echter Dichotomie zu tun. Vielmehr geht die neue Scheitelzelle aus dem jüngsten der von der älteren Scheitelzelle abgegebenen Segmente hervor, das schon vorher durch größere Breite sich auszuzeichnen scheint. In Fig. 10I ist darin bereits die erste, die Innenzelle abgrenzende Periklinalwand (××) und eine die Innenzelle halbierende Antiklinale entstanden. Die Randzelle aber ist durch eine vom Scheitel etwas ab-

1) A. a. O., S. 73.

gewendete und daher schiefe Wand ($\times' \times'$) in zwei Randzellen 2. Grades verwandelt, von denen die der älteren Scheitelzelle benachbarte zur neuen Scheitelzelle wird. Sie besitzt anfangs noch nicht die charakteristische Gestalt einer solchen, bekommt sie aber schon bei der Bildung des ersten Segmentes, das nach der alten Scheitelzelle hin abgegeben wird. Es schneiden nunmehr also die beiden benachbarten Scheitelzellen Segmente ab, die ihrerseits sich weiterteilen, was nach einiger Zeit das Zellbild der Fig. 10 II gibt. Die neue Scheitelzelle gehört darin dem Segment V der alten an und hat selbst bereits zwei Segmente geliefert (mit arabischen Ziffern bezeichnet). Die Wände $\times\times$ und $\times' \times'$ in Fig. 10 I sind auch in Fig. 10 II noch deutlich wahrzunehmen.

III. Die Anhangsorgane des Thallus.

Am Thallus von Dictyotopsis sind zweierlei Anhangsorgane vorhanden: die Rhizoiden und die Brutkörper (Fig. 5, 12, 13). Beide gehen niemals aus der Fläche, sondern stets aus den Randzellen des Thallus hervor und sind einander homolog. Vermutlich hängt es nur von gewissen inneren und äußeren Faktoren ab, ob aus einer Randzelle ein Brutkörper oder ein Rhizoid entsteht.

1. Die Rhizoiden.

In Fig. 11 I ist ein Stück eines Thallusrandes von Dictyotopsis dargestellt, an welchem verschiedene Entwicklungsstadien von Rhizoiden zu erkennen sind. Deren Bildung beginnt damit, daß eine Randzelle papillenförmig auswächst. Die Ausstülpung wird sodann durch eine Querwand von der Mutterzelle abgeschnitten. Die Rhizoidzelle streckt sich darauf in die Länge, was durch ausgesprochenes Spitzenwachstum geschieht (wie bei den Rhizoiden der Moose und den Wurzelhaaren der Samenpflanzen)[1]). Durch Ausbildung weiterer Querwände entsteht allmählich ein Zellfaden, der beträchtliche Länge ($\pm$ 3,5 mm) erreichen kann (Fig. 11 II).

Gegen das Ende der Rhizoidfäden treten an ihnen nicht selten Auszweigungen auf, indem an einer kürzer bleibenden Zelle eine seitliche Ausstülpung entsteht, die sich von der Ursprungszelle durch eine Querwand abgrenzt und weiterteilt (Fig. 11 III, IV, V). Der Seitenast kann stark heranwachsen und selbst das Endstück des Mutterfadens zur Seite drängen, so daß nicht mehr zwischen Haupt- und Seitenast zu unterscheiden ist (Fig. 11 VI).

1) Vgl. unten S. 498.

Wo die Rhizoiden mit dem Boden in Berührung kommen, bilden ihre Zellen gelappte Ausbuchtungen, die sich, ähnlich wie bei Wurzelhaaren, dem Substrat anlegen und so eine innige Berührung zwischen Rhizoid und Boden ermöglichen (Fig. 11 VI und VII).

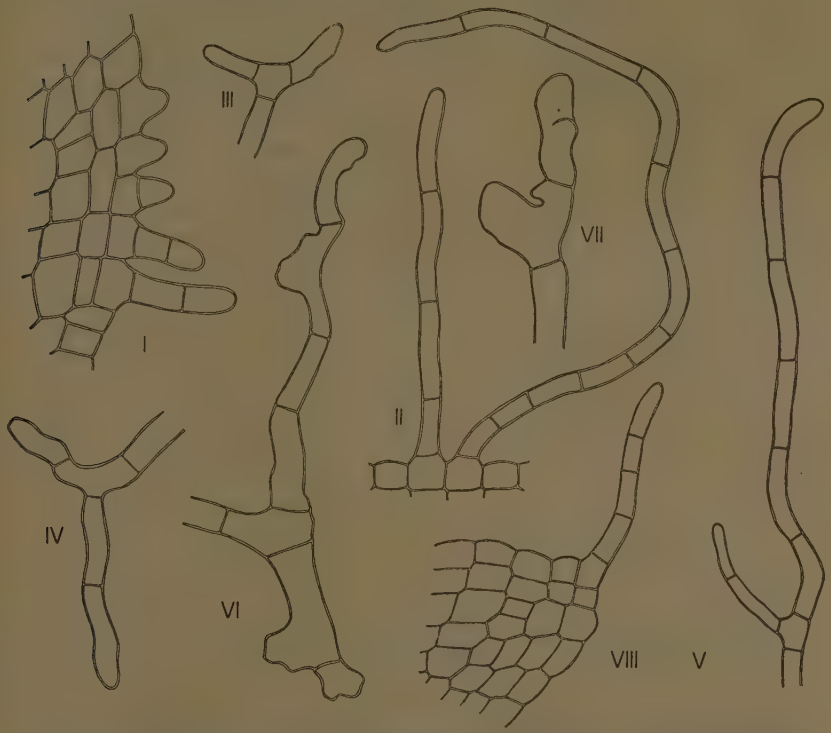


Fig. 11. Dictyotopsis propagulifera, Rhizoiden. *I* Thallusrand mit Rhizoidanlagen und jungen Rhizoiden; *II* ältere Rhizoiden; *III*, *IV*, *V* verzweigte Rhizoidenden; *VI*, *VII* Rhizoidendigungen, deren Zellen nach Berührung mit den Bodenpartikeln lappenartige Auswüchse gebildet haben; *VIII* Thallusende, dessen Scheitelzelle in ein Rhizoid ausgewachsen ist. Vergr. 140fach.

Wie jede Randzelle unter bestimmten Bedingungen, so kann auch die Scheitelzelle eines Dictyotopsistriebes zu einem Rhizoid werden (Fig. 11 VIII). Es scheint dies allerdings nur an schwächlichen, etwas vergeilten Sprossen vorzukommen, die keine große Wachstumsenergie besitzen. Wir werden unten sehen, daß dasselbe an Brutkörpern gelegentlich sich ereignet.

2. Die Brutkörper.

Die Brutkörper von Dictyotopsis sind Zellscheiben von meist eiförmigem Umriß, die an ihrer verbreiterten Basis mittels eines zweizelligen Stieles dem Thallus ansitzen (Fig. 12). Ihre Größe ist je nach dem Alter verschieden. Sie können in den meisten Fällen als ausgewachsen gelten, wenn sie eine durchschnittliche Länge von 0,4 mm und eine durchschnittliche Breite von 0,3 mm erreicht haben.

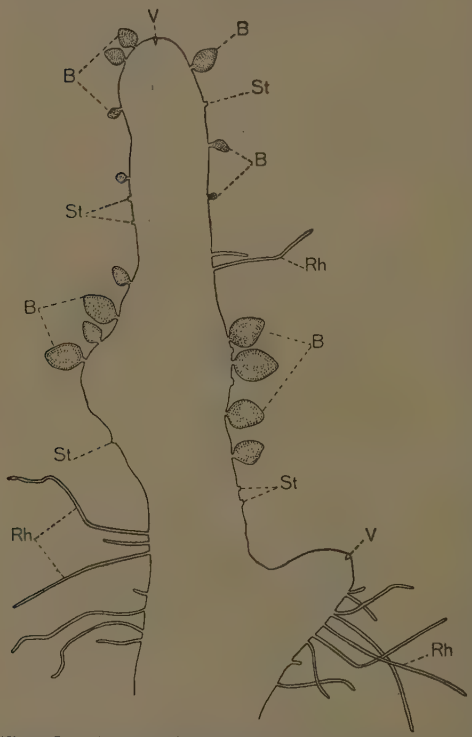


Fig. 12. Dictyotopsis propagulifera, Thallusast mit Rhizoiden (*Rh*) und Brutkörpern (*B*) verschiedener Größe. *V* Vegetationspunkte, *St* Stiele abgefallener Brutkörper. Vergr. 18fach.

Im fertigen Zustand brechen die Brutkörper sehr leicht ab, gewöhnlich zwischen den beiden Stielzellen, wobei es fraglich ist, ob dieser Vorgang rein mechanischer Natur ist oder ob daran auch Auflösungserscheinungen in der Membran beteiligt sind. Die Insertionsstellen der Brutkörper sind an den stehenbleibenden Stummeln der Stiele selbst lange Zeit nach der Ablösung noch wahrzunehmen (Fig. 13 I und II). Namentlich der Rand des Thallus in Fig. 13 I ist dicht davon besetzt, woraus zu entnehmen ist, daß die Brutkörper oft in außerordentlich großer Zahl gebildet werden. Ihre Entwicklungsgeschichte sei an Hand der Skizzen in Fig. 14 geschildert.

Der flächigen Ausbildung geht ein Fadenstadium voraus, bestehend aus einer Fußzelle (F), zwei Stielzellen (St) und der Endzelle (E, Fig. 14 I). Während die Zahl der Stielzellen im typischen Fall nicht mehr vermehrt wird, teilt sich die Endzelle weiter. Sie schwillt kopfförmig an und gibt dabei noch eine Zelle ab, welche den Übergang vom Stiel in

den eigentlichen Brutkörper vermittelt und als Basiszelle (B) bezeichnet sei.

Die Bildung der Zellfläche des Brutkörpers beginnt damit, daß in der vergrößerten Endzelle, senkrecht zur Thallusoberfläche, zwei Zellwände auftreten, die ungefähr in einem rechten Winkel aneinander stoßen (Fig. 14 II). Es wird auf diese Weise aus der Endzelle eine Scheitelzelle herausgeschnitten, die weiterhin Segmente bildet und den Brutkörper aufbaut. Die beiden ihr benachbarten Zellen, welche auf die Basiszelle folgen, seien als Basalsegmente (b, b′) bezeichnet. Sie

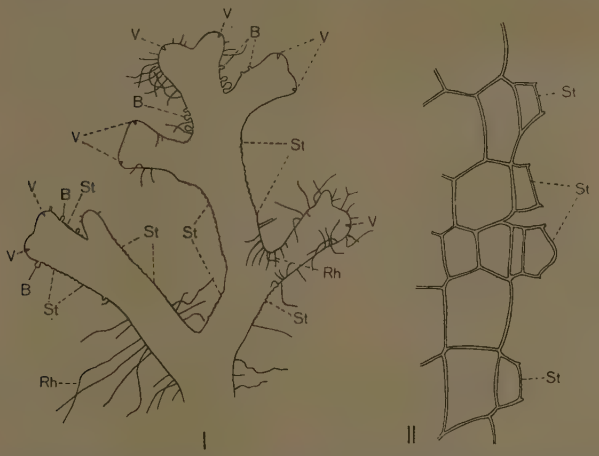


Fig. 13. Dictyotopsis propagulifera. *I* Thallus, dessen Rand zum Teil dicht mit den Stielresten abgefallener Brutkörper besetzt ist (von der Unterseite); *II* Stück des Thallusrandes mit Stielresten abgefallener Brutkörper, stärker vergrößert. *V* Vegetationspunkte, *Rh* Rhizoiden, *B* Brutkörper, *St* Stiele abgefallener Brutkörper. Vergr. in *I* 5fach, in *II* 250fach.

sind ungleich groß, das zuerst entstandene (b) ist kleiner als das zweite (b′). Die Basalsegmente, die nicht eigentlich als Produkte der Scheitelzelle aufgefaßt werden können, verhalten sich auch weiterhin abweichend, weshalb wir sie besonders ins Auge fassen wollen.

Wie Fig. 14 III und IV zeigen, teilt sich das größere der beiden Basalsegmente (b′) zuerst durch eine Antiklinale in zwei Zellen. Das kleinere folgt ihm darin erst nach, wenn die Scheitelzelle des Brutkörpers schon das erste Segment gebildet hat. In Fig. 14 V sind beide Basalsegmente bereits geteilt, in der Scheitelzelle ist inzwischen ein zweites Segment entstanden.

Das fernere Verhalten der Basalsegmente wird am besten durch die Analyse der Zellbilder erläutert, die sie in Fig. 14 VII und VIII darbieten. Die Anordnung der Zellen in ihnen beruht darauf, daß die oberen der ursprünglich jeweils vorhandenen beiden Zellen (S und S′ in Fig. 14 V) wie Scheitelzellen Segmente abteilten. Diese sind in Fig. 14 VII und VIII mit verstärkten Umrissen markiert und mit arabischen Ziffern bezeichnet. In Fig. 14 VI ist von Zelle S′ erst ein Seg-

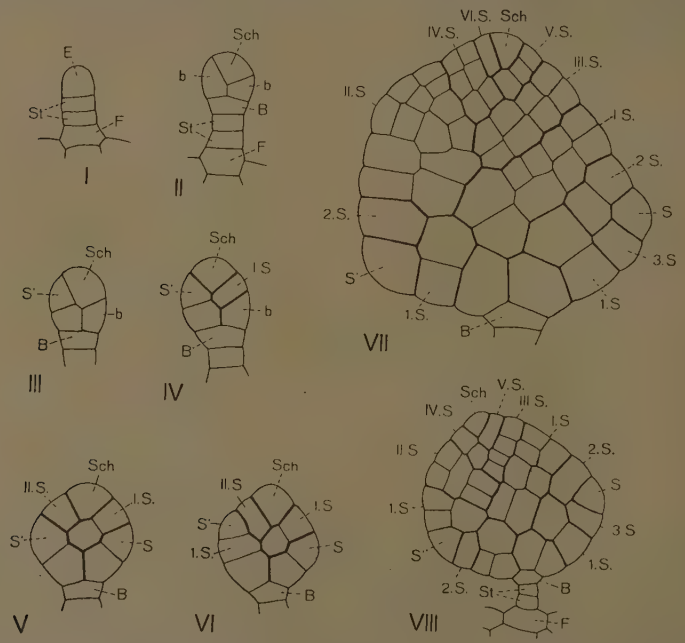


Fig. 14. Dictyotopsis propagulifera, Entwicklung der Brutkörper. *I—VI* junge Stadien, *VII* und *VIII* voll entwickelte Brutkörper. *E* Endzelle; *St* Stielzellen; *F* Fußzelle; *B* Basiszelle; *b* und *b′* Basalsegmente; *Sch* Scheitelzelle des Brutkörpers; *I. S.*, *II. S.* usw. deren Segmente; *S* und *S′* Scheitelzellen der Basalsegmente; *1. S.*, *2. S.* usw. deren Segmente. In *IV—VIII* Segmentgrenzen mit stärkeren Linien hervorgehoben. Vergr. in *I—IV* ca. 250fach, in *VII* ca. 290fach, in *VIII* ca. 130fach.

ment nach der Basis des Brutkörpers hin abgegeben worden (1. S.). In Fig. 14 VII ist ein zweites hinzugekommen, während das vorausgehende sich durch eine Periklinalwand geteilt hat. Die Zelle S hat in derselben Figur sogar drei Segmente gebildet. Damit kommt in den meisten Fällen die Segmentierung der seitlichen Scheitelzellen zum Stillstand, vermutlich deshalb, weil von der sich schnell weiter ent-

wickelnden Hauptscheitelzelle ein hemmender Einfluß ausgeht. Nur ausnahmsweise wächst ein Basalsegment zu einer größeren Zellfläche aus, die ebenso segmentiert ist wie ein Thallus oder Brutkörper (Fig. 15 II).

Die Tätigkeit der Hauptscheitelzelle des Brutkörpers (Sch) ist an den in Fig. 14 IV—VIII dargestellten Beispielen gut zu verfolgen. Das Wachstum kommt nach Abgabe von 5—6 Segmenten meistens zu einem vorläufigen Stillstand und wird erst fortgesetzt, nachdem der Brutkörper vom Mutterthallus abgefallen ist. Er wächst alsdann zu einem neuen Thallus aus (Fig. 15 I und II). Am Rand des jungen Thallus in Fig. 15 I sind auch schon zwei Rhizoiden im Entstehen begriffen.

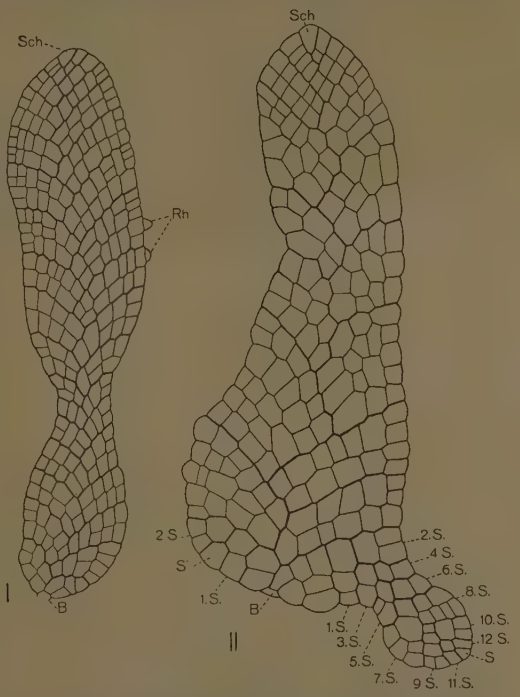


Fig. 15. Dictyotopsis propagulifera. Brutkörper, die zu neuen Pflanzen ausgewachsen sind. In *II* ist das rechte Basalsegment ebenfalls zu einem kleinen Thallus ausgewachsen. *Sch* Hauptscheitelzelle; *S* und *S'* Scheitelzellen der Basalsegmente; *1. S.*, *2. S.* usw. deren Segmente; *B* Basiszelle; *Rh* junge Rhizoiden. Segmentgrenzen mit stärkeren Linien hervorgehoben. Vergr. in *I* ca. 70fach, in *II* 85fach.

Brutkörper, die aus einer Scheitelzelle des Thallus hervorgegangen sind, zeigt Fig. 16. Es brauchen diese Fälle deshalb nicht zu überraschen, weil aus der Scheitelzelle, wie oben zu erwähnen war, auch Rhizoiden hervorwachsen können. Die scheitelzellbürtigen Brutkörper aber sind abweichend gestaltet, sie besitzen keinen fädigen Stiel, sondern stehen mit dem Mutterthallus durch ein schmales Zellband in Verbindung. Junge Entwicklungszustände solcher Brutkörper habe ich leider nicht gefunden. Man kann ihre Entstehung aber durch Verfolgung der Segmentgrenzen rekonstruieren, was für die Beispiele in Fig. 16 I und II in den Skizzen Fig. 16 III und

IV, bzw. Fig. 16 V und VI geschehen ist. In beiden Fällen trat die erste periklinale Teilungswand, durch welche die Anlage des Brutkörpers von der Mutterzelle abgegrenzt wird (in Fig. 16 III—VI mit ×× bezeichnet), innerhalb der Scheitelzelle auf. Dann erfolgte in Fig. 16 II die Hervorwölbung der Außenwand der ursprünglichen Scheitelzelle und die Bildung der Wand ×′ ×′. Die mittlere der auf diese Weise aus

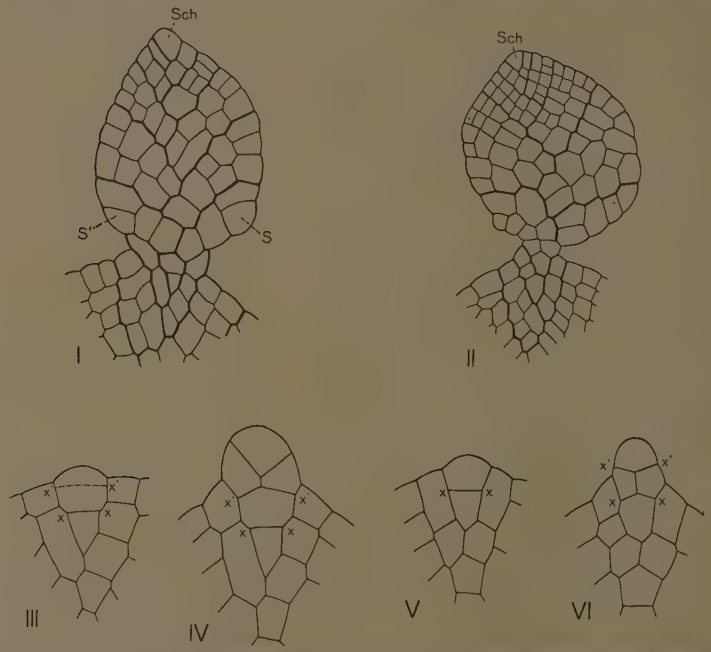


Fig. 16. Dictyotopsis propagulifera. Brutkörper, die aus Scheitelzellen hervorgegangen sind. *III—VI* schematisierte Skizzen zu deren Entwicklung, wovon *III* und *IV* zu *I*, *V* und *VI* zu *II* gehören. *Sch* Scheitelzellen der Brutkörper. Sonstige Erklärung im Text. Segmentgrenzen mit stärkeren Linien hervorgehoben. Vergr. in *I* und *II* ca. 100fach.

der Scheitelzelle hervorgegangenen drei Zellen teilte sich durch eine auf der Thallusfläche senkrecht stehende Antiklinalwand, die Endzelle wurde zum Brutkörper.

Etwas veränderte Vorgänge spielten sich in der Scheitelzelle der Fig. 16 I ab. Wie Fig. 16 III zeigt, entstand hier die Wand ×′ ×′ schon vor der Hervorwölbung der Außenwand. Die Endzelle blieb also seitlich mit den benachbarten Randzellen in Verbindung und diese mußten mit ihr über den Thallusrand hervorwachsen. Im ausgebildeten

Zustand erscheinen sie deshalb als Einfassungen der beiden Basalsegmente (Fig. 16 I).

Neben diesen, mit nur einer Scheitelzelle (wenn man von den scheitelzellähnlichen Randzellen der Basalsegmente absieht) wachsenden Brutkörpern treten in selteneren Fällen auch solche auf, die zwei Scheitelzellen besitzen (Fig. 17). Sie zeichnen sich vor den gewöhnlichen Formen durch ihren rundlichen Umriß aus. Offensichtlich ist hier eine Teilung des Scheitels eingetreten. In Fig. 17 I, einem jüngeren solchen Brutkörper, hatte die Endzelle des Fadenstadiums nach Abgrenzung der Basiszelle (B) zwei Basalsegmente (b und b′) gebildet. Es teilte sich sodann die Endzelle durch die Wand ×× in zwei Hälften, die ihrerseits zu Scheitelzellen wurden und Segmente abgliederten. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in Fig. 17 II, einem zweischeiteligen Brut-

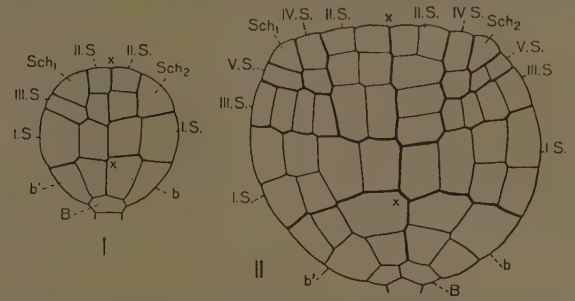


Fig. 17. Dictyotopsis propagulifera, Brutkörper mit geteiltem Scheitel. *Sch*$_1$ und *Sch*$_2$ die beiden Scheitelzellen; *I. S.*, *II. S.* usw. deren Segmente; *b* und *b′* die beiden Basalsegmente; *B* Basiszelle. Sonstige Erklärung im Text Segmentgrenzen mit stärkeren Linien hervorgehoben. Vergr. ca. 200fach.

körper, der schon etwas älter als der in Fig. 17 I dargestellte ist und an dem sich außerdem die Basiszelle geteilt hat. Auch die Zellenzahl in den Basalsegmenten ist Fig. 17 I gegenüber vermehrt.

Von besonderem Interesse sind jene Brutkörper, die Mittelbildungen zwischen Rhizoiden und Brutkörpern darstellen, entweder deshalb, weil sie einen rhizoidartig gestreckten Stiel besitzen oder an der Spitze in einen Zellfaden übergehen. Es kommt sogar vor, daß die Flächenbildung fast vollkommen unterdrückt ist. So z. B. hat der randliche Auswuchs Fig. 18 I entschieden als Brutkörper begonnen, indem drei Stielzellen und eine Basiszelle gebildet wurden. Es trat darauf aber nicht die Ausgliederung einer zweischneidigen Scheitelzelle ein, vielmehr teilte sich die Endzelle durch Querwände weiter. Die scheibenförmigen Segmente blieben zudem größtenteils einfach, nur in einem

der mittleren hat sich eine zur Fläche des Mutterthallus senkrecht orientierte Längswand eingestellt.

Von diesem Beispiel unterscheiden sich die Brutkörper Fig. 18 II und III durch ihren langen Stiel und die Ausbildung einer Zellfläche. Die Verlängerung des Stieles kommt teilweise zustande durch die ver-

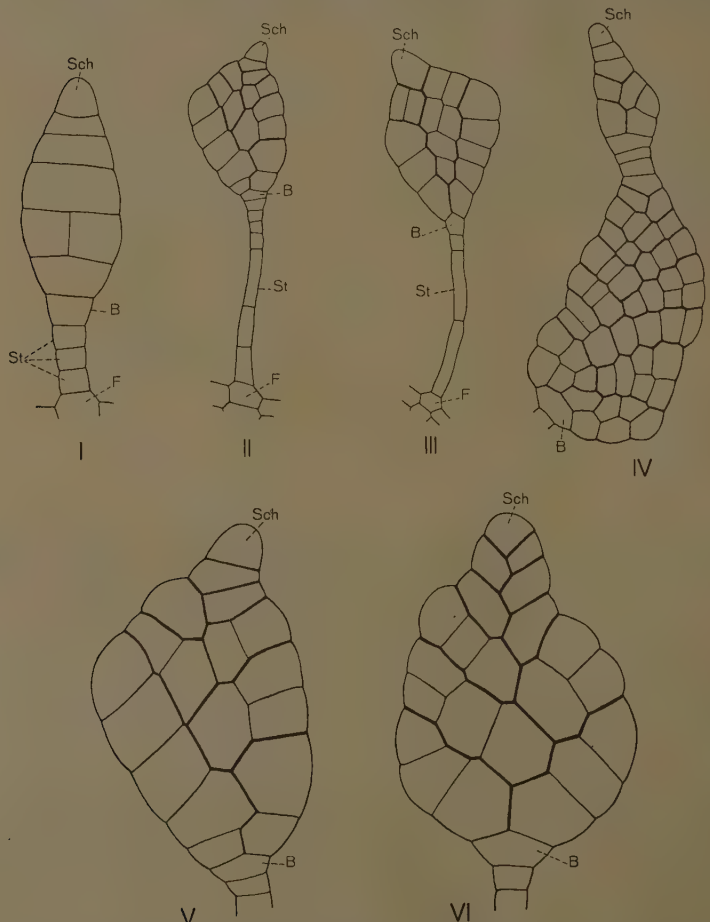


Fig. 18. Dictyotopsis propagulifera, abweichend gestaltete Brutkörper. *Sch* Scheitelzelle; *St* Stielzellen; *F* Fußzelle; *B* Basiszelle. Auch die Brutkörper in *V* und *VI* besaßen verlängerte Stiele nach Art jener in *II* und *III*. Sonstige Erklärung im Text. In *II*—*VI* Segmentgrenzen mit stärkeren Linien hervorgehoben. Vergr. in *I*, *V* und *VI* 250fach, in *II* und *III* 100fach, in *IV* ca. 150fach.

mehrte Zellenzahl, vor allem aber durch die starke Streckung der Zellen, die an das Verhalten der Rhizoidzellen erinnert. Die Flächenbildung dieser Brutkörper ist beträchtlich gehemmt. Es kommt das besonders in Fig. 18 II und V zum Ausdruck, wo die Scheitelzelle ihre zweischneidige Form verloren hat und dazu übergegangen ist, durch Querwände Segmente abzuschneiden, also fadenartig zu wachsen. In Fig. 18 VI fällt auf, daß die Scheitelzelle zwar nach zwei Seiten Segmente abgibt, daß diese aber keine Teilung erfahren. Besonders merkwürdig ist der Brutkörper Fig. 18 IV. Er hat sich als solcher normal entwickelt, ist dann fadenförmig ausgewachsen, in eine schmale Zellfläche übergegangen und dann abermals fadenförmig geworden. Geeignete Bedingungen vorausgesetzt, könnte man ihn wohl gänzlich in ein Rhizoid verwandeln, wie ja auch die Thallusscheitelzelle dazu befähigt ist (Fig. 11 VIII).

Es sind das Verhältnisse, die stark an das Wachstum schwacher Adventivsprosse von Metzgeria furcata oder der Vorkeime etwa von Preissia commutata erinnern[1]). Auch dabei kann ein mehrmaliges Schwanken zwischen flächen- und fadenförmiger Ausbildung vorkommen, man hat es sogar in der Hand, durch geeigneten Wechsel der Kulturbedingungen bald die eine, bald die andere Wuchsform zu erzielen. Zweifellos ließen sich auch mit Dictyotopsis ähnliche Versuche ausführen, sie wären sogar von großem Interesse, weil sie uns mit den die Gestalt der Brutkörper bzw. des Thallus beeinflussenden Faktoren bekannt machen könnten.

Was den Besitz von Brutkörpern überhaupt anlangt, so ist klar, daß Dictyotopsis darin ein ausgezeichnetes Mittel zur vegetativen Vermehrung besitzt. Die Ablösung dürfte besonders bei Regengüssen durch das Aufprallen der Tropfen, die Verbreitung durch das Verspritzen mit denselben erfolgen, aber auch das Flutwasser wird dazu beitragen.

IV. Die systematische Zugehörigkeit von Dictyotopsis.

Die Frage nach der systematischen Stellung von Dictyotopsis gestaltet sich durch das Fehlen jeglicher Fortpflanzungsorgane recht ungünstig. Man ist zu ihrer Entscheidung auf den Vegetationskörper

1) Vgl. dazu Goebel, K.: Archegoniatenstudien. VIII. Rückschlagsbildungen und Sprossung bei Metzgeria. Flora **85**, 69 (1898). Vgl. auch die Erwähnung verschmälerter, auf zwei Zellreihen reduzierter Metzgeria-Sprosse bei Naegeli, C.: Wachstumsgeschichte der Laub- und Lebermoose (Zeitschr. f. wiss. Botanik von M. J. Schleiden und Carl Naegeli, 1. Bd., 2. Heft, S. 138 [Zürich 1845]) und Hofmeister, W.: Vergleichende Untersuchungen über Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, S. 23 (Leipzig 1851).

allein angewiesen, der natürlich nur eine unvollständige Beantwortung erlaubt.

Von vornherein kommen nur zwei Möglichkeiten in Frage. Entweder Dictyotopsis ist ein thalloses Lebermoos oder eine Alge. Man muß zugeben (und die vorausgehende Darstellung enthält mehrere Hinweise darauf), daß die Pflanze bei flüchtiger Betrachtung in mancher Hinsicht an eine Metzgeria erinnert. Genaueres Zusehen läßt aber sofort die großen Unterschiede erkennen und lehrt, daß auch in den Punkten, wo Übereinstimmung vorzuliegen scheint, es sich nur um eine recht entfernte Ähnlichkeit handelt. Wir wollen deshalb die Untersuchung der Frage nach der systematischen Zugehörigkeit von Dictyotopsis dem Gesichtspunkt eines Vergleiches mit Metzgeria unterstellen.

Die Verschiedenheiten sind teils morphologischer, teils zytologischer Natur. Die morphologischen Unterschiede erstrecken sich 1. auf den Bau des Thallus, 2. der Rhizoiden und 3. der diesen homologen Brutkörper.

1. Der Bau des Thallus. Der Thallus von Dictyotopsis besitzt keine Mittelrippe, sondern ist eine einschichtige Zellfläche, was bei Metzgeria nur ganz ausnahmsweise und allein an Adventivsprossen vorkommt, die in ihrem vegetativen Wachstum stark beeinträchtigt sind[1]). An solchen Sprossen kann unter anderem auch die Bildung der keuligen Schleimhaare, welche sich sonst regelmäßig auf der Thallusunterseite, namentlich in der Nähe des Vegetationspunktes, vorfinden, unterbleiben. Bei Dictyotopsis fehlen solche Schleimhaare stets.

Es besitzt der Dictyotopsis-Thallus ferner eine im Vergleich zu den ausgewachsenen Thalluszellen enorm große Scheitelzelle. Sie mißt im optischen Horizontalschnitt etwa 53 μ in der Länge und 30 μ in der Breite. Die durchschnittlichen Ausmaße einer ausgewachsenen Thalluszelle betragen ca. 75 μ in der Länge und 33 μ in der Breite. Anders Metzgeria. Die Scheitelzelle bleibt bei ihr nicht nur absolut, sondern auch bezüglich der fertigen Thalluszellen um mehr als die Hälfte kleiner als bei Dictyotopsis. Ich finde bei Metzgeria fruticulosa Evans für die Scheitelzelle (maximal) 23 μ Länge und 13 μ Breite, für die ausgewachsene Thalluszelle (maximal) 53 μ Länge und 26 μ Breite. Außerdem ist zu beachten, daß die bei Metzgeria fast stets deutlich nachweisbare, wenn auch seichte Scheitelbucht, in welcher der Vegetationspunkt liegt, bei Dictyotopsis nicht vorhanden ist.

2. Die Rhizoiden. Die Rhizoiden von Dictyotopsis unterscheiden sich von denen der Metzgeria in Entstehung, Mehrzelligkeit und Ver-

1) Vgl. Goebel, K.: a. a. O., S. 72.

zweigung. Wohl besitzt der Thallus von Metzgeria an seinem Rande sogenannte Borstenhaare, die unter Umständen an ihrer Spitze eine gelappte Haftscheibe entwickeln können und dann als Rhizoiden fungieren. Sie werden aber auf ganz andere Weise als bei Dictyotopsis angelegt: sie stehen stets an dem hinteren, vom Scheitel abgekehrten Ende der Randzelle, von der sie außerdem durch eine gekrümmte, nicht die ganze Breite der betreffenden Zelle durchsetzende, vielmehr nur eine Ecke von dieser abschneidende Scheidewand abgegrenzt werden, während bei Dictyotopsis eine papillenförmige Ausstülpung der ganzen Randzelle und eine die ganze Zelle der Breite nach durchsetzende Querwand entsteht.

Ferner sind die Rhizoiden von Dictyotopsis mehrzellig, was bei den Lebermoosen nur in einem Fall bekannt ist, nämlich in der Gattung Schistochila[1]). An die Mehrzelligkeit schließt sich als abweichender Charakter noch die Verzweigungsfähigkeit der Rhizoiden von Dictyotopsis an.

3. Die Brutkörper. Eine Ähnlichkeit in der Brutkörperbildung zwischen Metzgeria und Dictyotopsis ist ebenfalls nur scheinbar vorhanden. Vor allem entstehen die Brutkörper bei Metzgeria endogen. Sie werden in der Mutterzelle weitgehend ausgebildet, um nach Zerreißung der Membran auszuschlüpfen. Bei Dictyotopsis sitzen sie an einem Stiel, von dem sie zu gegebener Zeit abbrechen. Sie werden also exogen gebildet und stellen Anhangsorgane des Thallusrandes dar.

Aus diesen Vergleichspunkten gehen wohl mit aller Deutlichkeit die tiefgreifenden Unterschiede zwischen den beiderlei Pflanzen hervor. Sie genügen, um den Gedanken an eine Zugehörigkeit von Dictyotopsis zu den thallosen Lebermoosen ein für allemal auszuschließen. In diesem Zusammenhang darf auch noch einmal das Vorkommen von Dictyotopsis im Brackwassergebiet betont werden, in dem Moose so gut wie gänzlich fehlen.

Wir wenden uns nunmehr der zytologischen Untersuchung der Pflanze zu und werden aus ihr Beobachtungen gewinnen, welche es uns erlauben, Dictyotopsis zu den Algen, und zwar zu den Phaeophyceen zu stellen. Wir behandeln nacheinander 4. den Membranbau, 5. die Chromatophoren und 6. die Einschlüsse des Protoplasten.

4. Der Membranbau. Die Membranen von Dictyotopsis geben, wie das für zahlreiche Algen bekannt ist, nur teilweise die Cellulose-

1) Vgl. Goebel, K.: Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., 2, 740 (Jena 1930).

reaktion[1]). Sie fällt besonders intensiv mit Jod und Schwefelsäure aus. An Präparaten, welche mit diesen Reagenzien behandelt wurden, lassen die Membranen erwachsener Zellen mehr oder minder deutlich zwei Schichten erkennen: eine blau gefärbte Innenschicht und eine Außenschicht, welche hell bleibt. An diese schließt sich die ebenfalls ungefärbte Mittellamelle an. Sie ist gut unterscheidbar vor allem in den Ecken zwischen den Zellen, namentlich nach Behandlung mit wässeriger Safraninlösung, durch welche sie kirschrot angefärbt wird, während die übrigen Membranteile den Farbstoff nicht aufnehmen.

Die freien Außenflächen der Membranen sind von einer „Decklamelle" [im Sinne Brands[2])] überzogen, die von Sudanglyzerin nicht, hingegen von Safranin kirschrot wie die Mittellamellen gefärbt wird.

Die Membranen noch im Wachstum begriffener Zellen geben keine Cellulosereaktion, die Scheitelregion der Triebe bläut sich bei Herstellung eines Präparates mit Jod-Schwefelsäure nicht. Offenbar wird die Innenschicht der Membranen erst nachträglich aufgelagert. Sie kann denn auch, ohne daß der Zellverband dadurch zerstört würde, wieder weggelöst werden. Man läßt Thallusstücke etwa 24 Stunden in Schweizers Reagens liegen, wäscht sie aus und behandelt sie mit Jod und Schwefelsäure. Die Membranen, die noch deutlich nachweisbar sind, färben sich alsdann nicht mehr blau, verhalten sich also wie die Wände embryonaler Zellen, die noch keine Innenschicht besitzen. Mit Methylenblau nimmt der Rest der Membranen violette Färbung an, während die Protoplasten sich dunkelblau färben, ein Hinweis darauf, daß die Außenschicht aus Pektinstoffen bestehen dürfte.

Mit Hilfe dieser Befunde läßt sich auch das Spitzenwachstum der Rhizoiden sehr schön demonstrieren. Die wachsende Spitze der Rhizoidendzelle gibt nämlich keine Cellulosereaktion, die Innenschicht der Membran ist in ihr noch nicht gebildet und wird erst hinter der wachsenden Zone aufgelagert, ähnlich wie das in den Zellen am Vegetationspunkt der Triebe der Fall ist.

In den Abbruchstellen der Brutkörper liegt die Celluloselamelle der stehen bleibenden Stielzelle jedesmal bloß. Die Ablösung scheint also auf der Auflösung der Außenschicht einschließlich der Mittellamelle zu beruhen[3]).

---

1) Vgl. Oltmanns, Fr.: Morphologie und Biologie der Algen, **3**, 1 ff. (Jena 1923).

2) Vgl. Brand, F.: Über Membran, Scheidewände und Gelenke der Algengattung Cladophora. Ber. D. Bot. Ges. **26**, 114 (1908).

3) Daß aus dem übriggebliebenen Stumpf ein neuer Brutkörper hervorgeht, wie das bei den Brutkörpern der Sphacelariaceen der Fall ist (vgl. Oltmanns, Fr.: a. a. O., **2**, 95), konnte ich bei Dictyotopsis nie beobachten.

5. Die Chromatophoren, die in den Thalluszellen in großer Zahl vorhanden und von rundlich-plattenförmiger, in der Hauptsache aber länglicher Gestalt sind, zeigen nicht die Farbe des Chlorophylls, sondern sind braun gefärbt. Darauf, nicht auf Membranfärbung, wie bei vielen Lebermoosen, beruht auch die braune Farbe des ganzen Thallus von Dictyotopsis. Es handelt sich um Phäoplasten, womit das Verhalten der Pflanzen beim Einbringen in fixierende Flüssigkeiten in Einklang steht.

Es ist eine seit langem bekannte Tatsache, daß Braunalgen in dem Augenblick, in welchem ihre Zellen abgetötet werden, z. B. beim Eintauchen in Alkohol, Pfeiffers Gemisch, Ätherdampf, heißes Wasser usw., sofort eine grüne Farbe annehmen[1]). Ausnahmen von dieser Regel sind bis jetzt nicht bekannt geworden, widersprechende Angaben älterer Autoren wurden schon von Molisch widerlegt[2]). Auch die Farbe des Dictyotopsis-Thallus schlägt sofort in Grün um, wenn er in Pfeiffersches Gemisch oder Alkohol gebracht wird. Ich konnte mich davon zu wiederholten Malen überzeugen, wobei mir das ganz ähnliche Verhalten von Dictyota zum Vergleich diente.

Es liegt somit in Dictyotopsis wohl eine Phaeophycee vor, was auch dadurch bekräftigt wird, daß in den braunen Chromatophoren keinerlei Assimilationsstärke festgestellt werden kann. Außerdem treten in den Zellen des Thallus eigenartige Inhaltsstoffe auf.

6. Die Einschlüsse der Protoplasten. Schon bei oberflächlicher Betrachtung des lebenden Thallus von Dictyotopsis fallen in den Zellen blasenartige Einschlüsse von gelblicher Färbung auf, die ein ausnehmend starkes Lichtbrechungsvermögen besitzen und an Öltropfen erinnern. Sie liegen stets in der Plasmaanhäufung im Zentrum der Zelle, in der auch der Kern enthalten ist. Meist sind sie nur in Einzahl, nicht selten aber auch in Zwei- oder Dreizahl vorhanden. Ihr Durchmesser beträgt maximal 18 μ. Neben diesen großen Einschlüssen finden sich zahlreiche kleinere vom selben physikalischen Verhalten in der Zelle vor, sind aber nicht so sehr im Zentrum als in der Peripherie des Protoplasten verteilt.

Es erscheint mir nicht zweifelhaft, daß in diesen Einschlüssen

1) Vgl. Oltmanns, Fr.: a. a. O., 3, 36. Ferner Molisch, H.: Über den braunen Farbstoff der Phaeophyceen und Diatomeen. Bot. Zeitg. 63, 131 (1905). Zur Erklärung des auffälligen Farbumschlages vgl. vor allem Willstätter, R., Untersuchungen über das Chlorophyll. XXIV. Über die Pigmente der Braunalgen, von R. Willstätter und H. J. Page. Liebigs Annalen der Chemie 404, 237 (1914).

2) A. a. O., S. 133.

Physoden oder Fukosanblasen vorliegen, wie sie bei den Braunalgen ganz allgemein auftreten und namentlich von Kylin[1]) auf Grund einer ausgebreiteten älteren Literatur zusammenfassend behandelt worden sind. Leider standen mir während meines Aufenthaltes auf Sumatra und Ambon nicht die spezifischen Reagenzien zur Verfügung, welche von Kylin und anderen Autoren zum mikrochemischen Nachweis des Fukosans in den Phaeophyceen-Zellen empfohlen werden. Es sind das namentlich Vanillinsalzsäure, Piperonalschwefelsäure und Osmiumsäure. Es spricht aber ein anderer Umstand entschieden dafür, daß in den in Rede stehenden Einschlüssen der Zellen des Dictyotopsis-Thallus wirklich Fukosanblasen vorliegen. Sie sind nämlich fixierbar. Namentlich in den älteren Thallusabschnitten findet man an Material, das in Pfeiffers Gemisch konserviert wurde, recht häufig fixierte Fukosanblasen, ein Ergebnis, das in Einklang mit den Angaben bei Kylin steht. Es wird sich also nicht um bloße Öltropfen handeln, sondern um vakuolenartige Bildungen, die von einem Plasmahäutchen umgeben und mit Fukosanblasen identisch sind.

Recht ansehnliche Fukosanblasen beobachtete ich auch in den Speicherzellen der Thalli von Dictyota spec., wo sie gewöhnlich in Fünf- bis Achtzahl den Kern umgeben und bis 12 μ im Durchmesser halten. In den Rindenzellen dagegen sind sie sehr klein und schwer zu sehen. In den Speicherzellen von Rundtrieben derselben Pflanze können sie sogar einen Durchmesser von 25—30 μ erreichen. Es ist wahrscheinlich, daß hier und bei Dictyotopsis diese großen Fukosanblasen durch Zusammenfließen aus kleineren entstehen, wenn auch die Anschauungen der Autoren in dieser Frage auseinandergehen. Hansteen[2]) und Kylin[3]) halten eine Verschmelzung von kleineren zu größeren Fukosanblasen für möglich, Crato[4]) und Bruns[5]) jedoch haben sich dagegen ausgesprochen.

Die im vorstehenden mitgeteilten Befunde sprechen alle in dem einen Sinn, daß Dictyotopsis zu den Phaeophyceen zu stellen ist. Eine genauere Einreihung ist freilich nicht möglich, bis nicht die Fortpflanzungsorgane aufgefunden sind. Deren offenbar höchst seltenes

1) Über die Inhaltskörper der Fucoideen. Arkiv för Botanik **11**, No. 5 (1912).

2) Über das Fukosan als erstes scheinbares Produkt der Kohlensäureassimilation bei den Fucoideen. Jahrb. wiss. Bot. **35**, 611, bes. 624 (1900).

3) A. a. O., S. 12.

4) Die Physode, ein Organ des Zellenleibes. Ber. D. Bot. Ges. **10**, 295 (1892).

5) Über die Inhaltskörper der Meeresalgen. Flora **79** (Erg.-Bd.), 159, bes. 168 (1894).

Vorkommen kann man allenfalls mit der reichlichen Bildung von Brutkörpern in Zusammenhang bringen, zumal ähnliches für manche Sphacelariaceen angegeben wird. Oltmanns[1]) schreibt dazu: „Die Brutknospen sind nicht bei allen Arten der Sphacelarieae nachgewiesen. Wo sie vorkommen, treten sie meist massenhaft auf und dann finden sich die Sporangien oder Gametangien in sehr geringer Zahl. Das eine ist der Ersatz für das andere. Ob freilich solch eine vegetative Vermehrung die anderen Formen der Fortpflanzung ganz unterdrücken könne, ist zweifelhaft." Auch eine jahreszeitliche Gebundenheit der Sporangien- und Gametangienbildung einerseits, der Brutkörperbildung andererseits, wie sie ebenfalls bei Sphacelariaceen beobachtet wurde[2]), könnte in Betracht kommen.

Ein wichtiges Moment ist ferner der Standort der Pflanze im Brackwassergebiet. Auch an den an denselben Örtlichkeiten wachsenden Dictyota-Formen habe ich niemals Gametangien und nur sehr selten Sporangien gesehen. Die Vermehrung erfolgt an diesen Pflanzen also fast ausschließlich vegetativ, indem die älteren Teile des Thallus abfaulen und die Triebe, in die er sich verzweigt hat, selbständig werden. Es darf hier auch an das Verhalten von Fucus erinnert werden, dessen Sexualität an den in dem brackigen Wasser der Ostsee lebenden Formen vielfach ganz unterdrückt und ersetzt ist durch denselben Vorgang der vegetativen Vermehrung, wie er eben für Dictyota zu erwähnen war[3]). Sollte Dictyotopsis auf ähnliche Weise ihre Fortpflanzungsorgane eingebüßt haben, so wäre sie den genannten Algen gegenüber durch ihre Brutkörperbildung sogar noch in besonderem Vorteil.

Endlich könnte man daran denken, daß in Dictyotopsis ein zur Dauerform erhobenes Jugendstadium einer nicht näher bekannten Alge zu erblicken ist, in welchem Falle wieder eine gewisse Ähnlichkeit mit Sphacelarien bestehen würde. Die epiphytisch lebende Sphacelaria olivacea z. B. bildet, bevor aufrechte Sprosse erscheinen, eine sogenannte Sohle („disque prothallien" Sauvageaus), die gelegentlich auch allein zur Entwicklung gelangt und auf ihrer Oberseite Sporangien bildet[4]). Daß Dictyotopsis ein solches Jugendstadium darstellt, möchte ich jedoch nicht für sehr wahrscheinlich halten und mehr der Ansicht zuneigen, daß es sich um eine Phaeophycee mit reduziertem Thallus handelt, wie

1) A. a. O., 2, 95.

2) Vgl. Sauvageau, C.: Sur les variations du Sphacelaria cirrosa et sur les espèces de son groupe. Mém. Soc. des Scienc. phys. et nat. de Bordeaux, T. III (6. Sér.).

3) Vgl. Oltmanns, Fr.: a. a. O., 3, 65, wo auch weitere Literatur angeführt ist.

4) Vgl. Oltmanns, Fr.: a. a. O., 2, 86.

er sich etwa bei Verfolgung der Linie Dictyota—→Dictyopteris ergeben würde, wenn man von der Ausbildung einer Rippe bei letzterer Gattung absieht.

Diagnose.

Dictyotopsis propagulifera W. Troll, nov. gen., nov. spec. Thallus fuscus, pusillus, usque ad 12 mm longus et 0,8—1,5 mm latus, plurimum dichotomus-pennatifidus, marginibus deorsum incurvatis, ecostatus, strato cellularum unico constitutus. Cellula verticalis magna, ca. 53 μ longa et ca. 30 μ lata, duo latera habens, cellulae planares fere rhomboideae, ca. 75 μ longae et ca. 33 μ latae. Rhizoidia marginalia, pluricellularia, interdum ramosa. Propagula plerumque permulta, marginalia, caule instructa, plana, strato cellularum unico constituta. Sporangia et gametangia desunt.

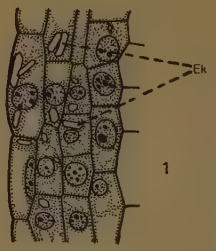
Hab. ad littora insularum archipelagi indici: Sumatra septentrionalis prope Beláwan, in terra repens. — Ambon prope Negerilama, in terra et radicibus.

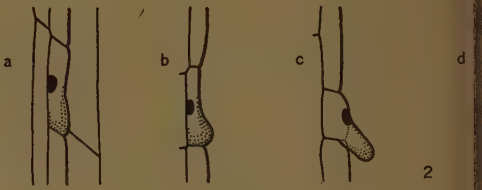
Eingegangene Literatur.

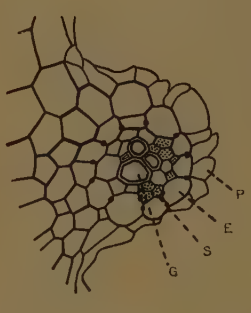
Dr. Fritz Zweigelt, Blattlausgallen. Histogenetische und biologische Studien an Tetraneura- und Schizoneuragallen. Die Blattlausgallen im Dienste prinzipieller Gallenforschung. Mit 155 Textabbildungen und 5 Tafeln, 684 + XIII Druckseiten. Verlag von Paul Parey, Berlin.

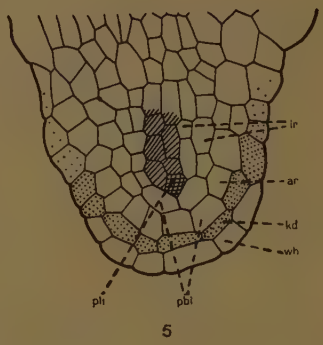
(Monographien zur angewandten Entomologie. Beihefte zur Zeitschrift für angewandte Entomologie, herausgeg. von K. Escherich, Nr. 11, Beiheft zu Band XVII.)

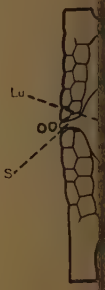
Druck von Anton Kämpfe in Jena.
Printed in Germany.

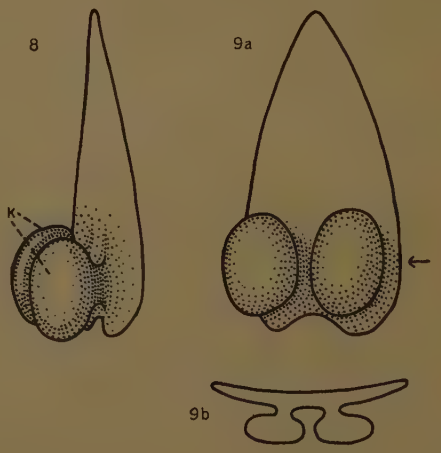

Ek
1

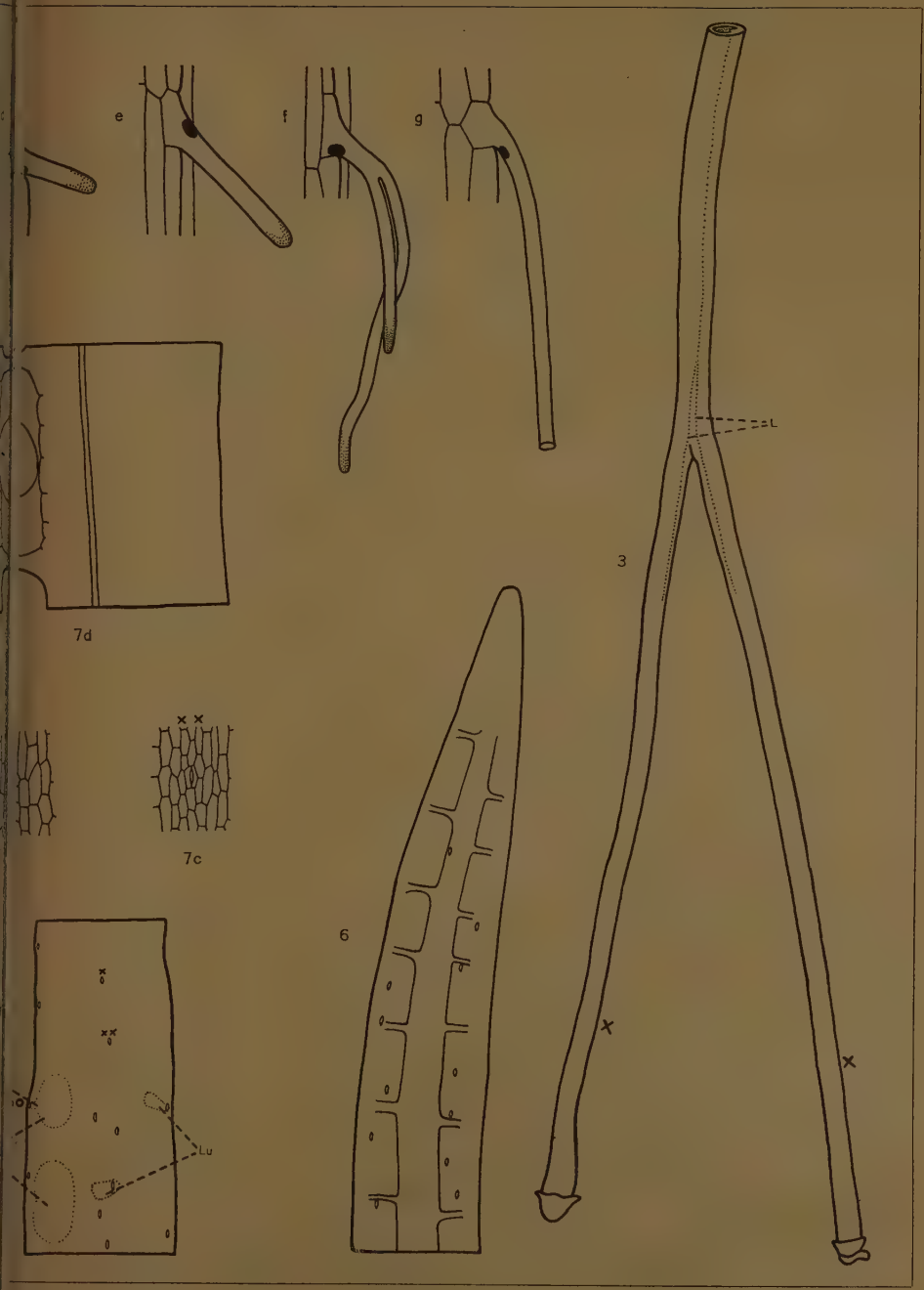

a
b
c
d
2


P
E
S
G
4

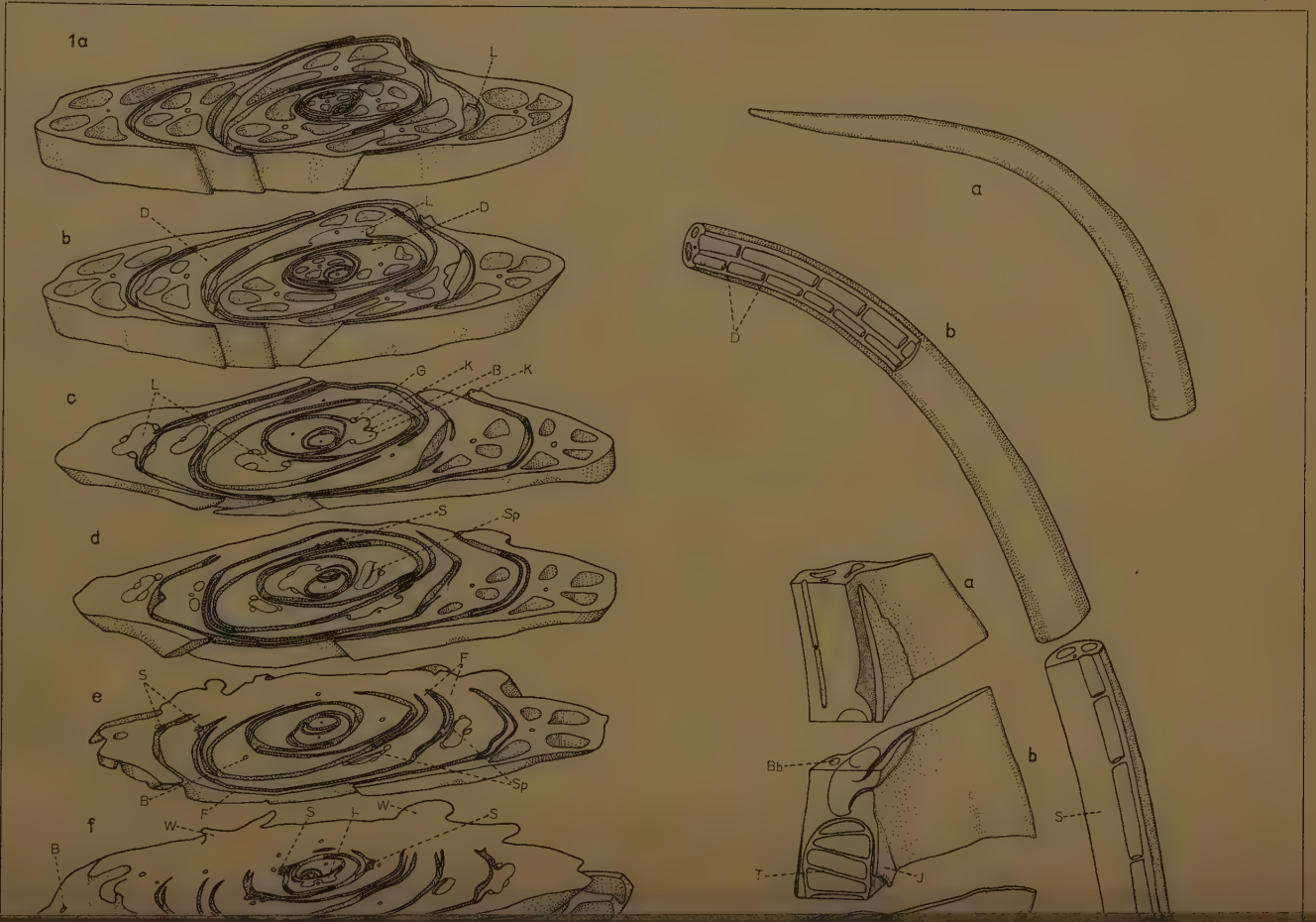

ir
ar
kd
wh
pli
pbi
5

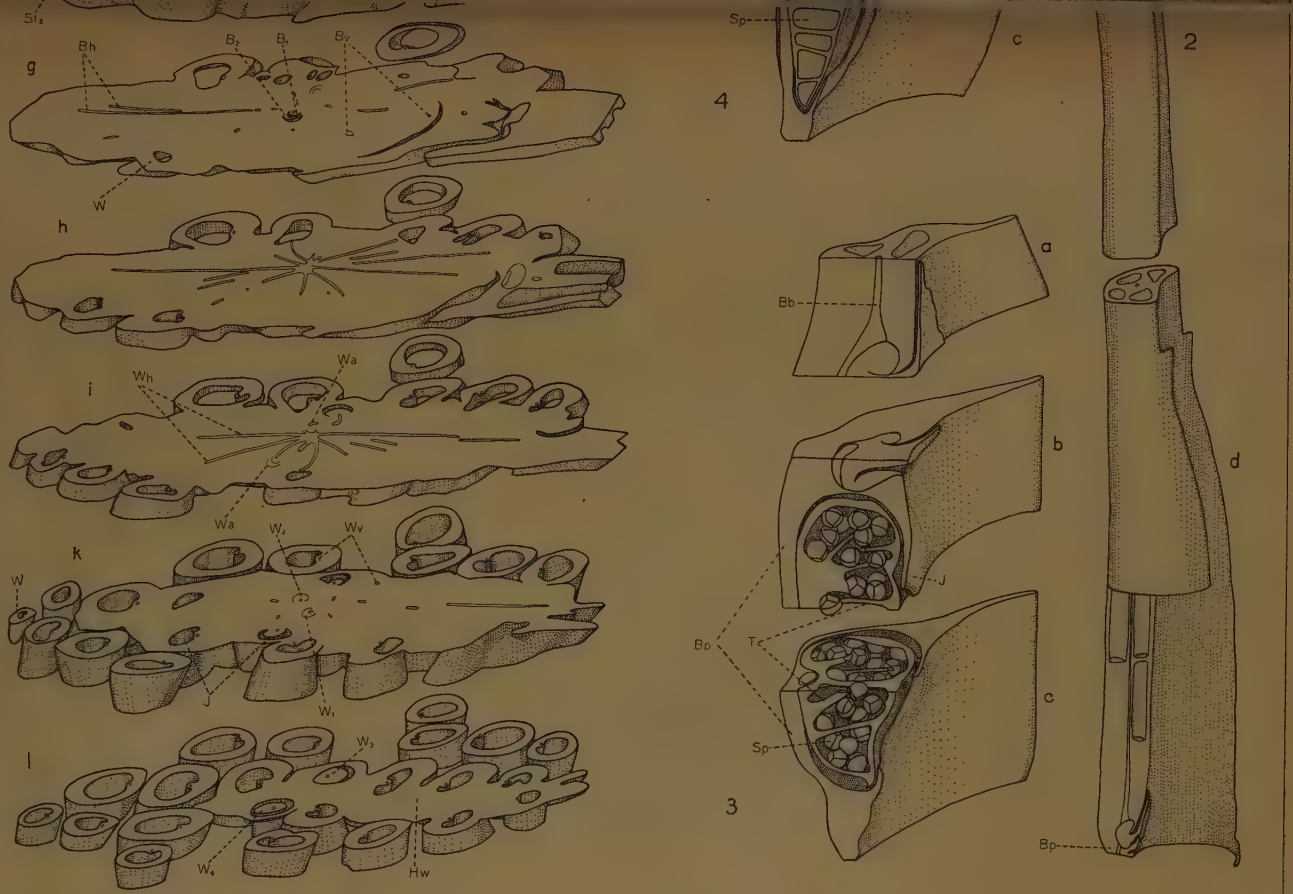

Lu
OO
S


8
K
9a
9b
10
B



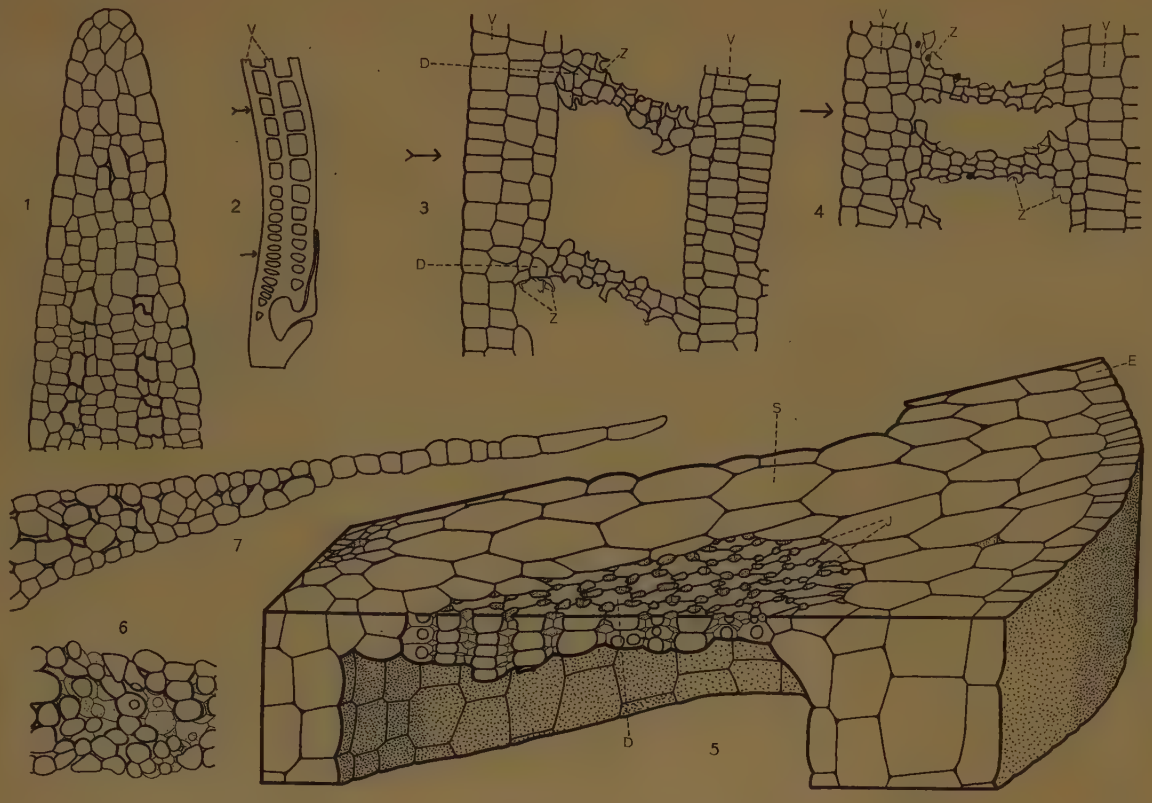
FISCHER IN JENA.


1a
L
b
D
L
D
c
L
G
K
B
K
d
S
Sp
e
S
F
B
F
Sp
f
W
B
F
S
L
W
S
a
D
b
a
Bb
b
S
T
J



Liebig.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA



Liebig.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. FÜNFUNDZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 125. BAND)

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 266 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 3 TAFELN

578

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1931

Alle Rechte vorbehalten
Printed in Germany

Inhaltsverzeichnis.

Seite

BERGDOLT, ERNST, Über die Blütenbiologie von Alyssum montanum und ihre Zweckmäßigkeitsdeutungen. Mit 6 Abbildungen im Text 217—231

GOEBEL, K., Pteridologische Notizen. 1. Campylogramme Trollii n. sp. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 281—288

— Pteridologische Notizen. 2. Neotenie und Sporophyllvariation bei Aneimia. Mit 11 Abbildungen im Text . . . . . 457—471

HAECKEL, INGEBORG, Über Iridaceen. Mit 50 Abbildungen im Text 1—82

KRANZ, GERHARD, Zur Kenntnis der wechselnden Blattform des Efeus und ihrer Ursachen. Mit 23 Abbildungen im Text . . . . . 289—320

LANDMANN, ALICE, Beiträge zur Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse einiger Farngattungen. Mit 30 Abbildungen im Text 359—426

LIEBIG, JOHANNA, Ergänzungen der Entwicklungsgeschichte von Isoëtes lacustre L. Mit 18 Abbildungen im Text und Tafel I—III 321—358

LLOYD, FRANCIS E., The range of structural and functional variation in the traps of Utricularia. Mit 13 Abbildungen im Text . . 260—276

ORTH, REINHARD, Vergleichende Untersuchungen über die Luftkammerentwicklung der Ricciaceen. Mit 10 Abbildungen im Text . 232—259

TOBLER, F., Die Entwicklung der Primärblätter beim Efeu II. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 277—280

TROLL, WILHELM, Botanische Mitteilungen aus den Tropen. I. Über Hymenophytum Dum. und seine Verbreitung im indomalayischen und australen Florenreich. Mit 34 Abbildungen, 4 Kartenskizzen und 2 Tabellen im Text . . . . . 155—216

— Botanische Mitteilungen aus den Tropen. II. Zur Morphologie und Biologie von Enhalus acoroides (Linn. f.) Rich. Mit 15 Abbildungen und 3 Tabellen im Text . . . . . 427—456

— Botanische Mitteilungen aus den Tropen. III. Dictyotopsis propagulifera W. Troll, eine neue Brackwasseralge ostindischer Mangrovegebiete. Mit 18 Abbildungen und 1 Tabelle im Text . 474—502

VEH, ROBERT VON, Untersuchungen und Betrachtungen zum Blattstellungsproblem. Mit 23 Abbildungen im Text . . . . . 83—154

— Umkehrung der Spirotrophie bei Cordyline? . . . . . 472—473

Eingegangene Literatur 502

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Allgemeine Biologie

Eine Einführung in die Lehre vom Leben

Von

Dr. Max Hartmann
Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie in Berlin-Dahlem
Honorarprofessor an der Universität Berlin

Mit 504 Abbildungen im Text und 1 Tafel

IX, 756 S. gr. 8° 1927 Rmk 37.—, geb. 39.—

Inhalt: **Einleitung:** a) Die Stellung der Biologie im System der Naturwissenschaften. b) Methodologie der biologischen Wissenschaften. c) Begriff und Umfang der allgemeinen Biologie. / **I. Die Zelle, das Grundelement des Lebens.** 1. Einleitung. Zelle und Energide. 2. Die chemischen Eigenschaften der Zelle. 3. Die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas. 4. Morphologie der Zelle. / **II. Statik.** / **III. Dynamik.** 1. Kontraktionsbewegungen. 2. Indirekte Bewegungen. 3. Bewegungsvorgänge vielzelliger Tiere. / **IV. Stoffwechsel.** 1. Stoffaufnahme. 2. Baustoffwechsel. 3. Betriebsstoffwechsel. 4. Komplexe Stoffwechselvorgänge vielzelliger Organismen. / **V. Formwechsel.** 1. Fortpflanzung. 2. Befruchtung und Sexualität. 3. Vererbung: Variabilität, Bastardierung, Mutationen, nichtmendelnde Vererbung. 4. Entwicklungsphysiologie. 5. Artbildung und Evolution. / **VI. Reizerscheinungen.** 1. Reizerscheinungen der Pflanzen und Protisten: Tropismen, Nestien, Taxien. 2. Reizerscheinungen der Tiere: Rezeptoren, Nervensystem, Reflexe. / **Schlußbetrachtungen:** 1. Leib-Seele-Frage. 2. Erkenntnistheoretische Grundlagen der Biologie. 3. Zweckmäßigkeit. 4. Mechanismus — Vitalismus. / Literaturverzeichnis. / Register.

Berichte über die ges. Physiologie. Bd. 31, Heft 11: Man steht bei diesem Buche einem Standardwerk gegenüber, das den Inhalt und den Geist der heutigen Biologie getreu, objektiv und in einer klassisch abgeklärten Form wiedergibt. . . . Es erscheint kaum möglich, im Rahmen dieses Referates dem ganzen Reichtum des Werkes an wissenschaftlichen Tatsachen, treffenden Definitionen und fruchtbaren Arbeitshypothesen gerecht zu werden. . . . Das meist charakteristische und überall dominierende Merkmal des Buches ist aber das Bestreben, der allgemeinen Biologie einen exakt-naturwissenschaftlichen Charakter zu geben. Der Geist, der dem Inhalt eine eigene Prägung verleiht, ist von dem naiven Materialismus verklungener Zeiten ebensoweit entfernt, wie von dem spekulativen Mystizismus, mit dem heute gewisse Schulen den autonomen Charakter der Biologie zu begründen suchen. Es ist eben der Geist eines Naturforschers, der mit den Methoden der biologischen Forschung bis zu den tiefsten Gründen der Lebenserscheinungen — und mit den Methoden des philosophischen Denkens zu der sachlich nüchternen Kritik der Erkenntnislehre vorgedrungen ist. Daher ist es auch gelungen, mit diesem Werke gleichermaßen ein didaktisch vorzügliches Lehrbuch für die Studierenden und einen verläßlichen Berater den selbständig Forschenden zu bieten. Dem klaren Text reihen sich die vorzüglichen Abbildungen, wie auch die ganze Ausstattung des Buches ebenbürtig an. Prof. Dr. Péterfi, Berlin.

Der Naturforscher, 1925/26, H. 1: . . . Überall ist die Darstellung großzügig, überall schöpft der Verfasser aus einer reichen eigenen Erfahrung ebenso wie aus der Fülle der gesamten biologischen Literatur.

Erfreulich ist auch die Auswahl der Abbildungen, unter denen wir nach den landesüblichen abgegriffenen Klischees vergeblich suchen werden. Wundervoll sind die neuen Bilder nach den Originalen von Dr. Bělař. Alles in allem ein Werk, das in der Hand jedes Biologen sein sollte. Prof. Dr. W. Schoenichen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Geschichte der Biologie

Ein Überblick

Von

Erik Nordenskiöld
Stockholm

Deutsch von Guido Schneider

VIII, 648 S. gr. 8° 1926 Rmk 25.—, geb. 27.—

Inhalt: I. **Die Biologie im klassischen Altertum und im Mittelalter.** Die Entwicklung der Biologie bei den Naturvölkern und den orientalischen Kulturnationen. / Die älteste griechische Naturphilosophie. / Die ältere Periode der griechischen Heilkunst und ihre Bedeutung für die Entwicklung der Biologie. / Ende der naturphilosophischen Spekulation. Vorläufer von Aristoteles. / Aristoteles. / Naturphilosophische Systeme in der Zeit nach Aristoteles. / Biologische Spezialforschung nach Aristoteles. / Der Untergang der Wissenschaft in der Spätantike. / Biologische Wissenschaft bei den Arabern. / Die biologische Wissenschaft im christlichen Mittelalter. — II. **Die Biologie während der Renaissancezeit.** Das Ende der mittelalterlichen Wissenschaft. / Neue Weltanschauungen und eine neue wissenschaftliche Methode. / Beschreibende biologische Forschung zur Renaissancezeit. (Zoographen, Anatomen.) / Entdeckung des Blutkreislaufes. (Harveys Vorgänger. Harvey.) — III. **Die Biologie im 17. und 18. Jahrhundert.** Die Entstehung der modernen Naturauffassung im 17. und 18. Jahrh. / Die mechanischen Natursysteme. / Mystisch-naturwissenschaftliche Spekulationen. / Die biologische Forschung im 17. Jahrh. (Harveys Nachfolger. Versuche mechanischer Erklärungen der Lebenserscheinungen. Mikroskopie und Mikrotechnik.) / Biologische Spekulationen und Streitfragen am Anfang des 18. Jahrh. / Die Entwicklung der Systematik vor Linné. / Linné und seine Schüler. / Buffon. / Die Erforschung der Wirbellosen im 18. Jahrh. / Experimentelle und spekulative Biologie im 18. Jahrh. / Beschreibende und vergleichende Anatomie im 18. Jahrh. / Die Entstehung der modernen Chemie und ihr Einfluß auf die Entwicklung der Biologie. / Kritische Philosophie und romantische Naturanschauung. (Kant und seine nächsten Nachfolger. Goethe.) / Naturphilosophische Biologie. (Deutschland und Skandinavien. England und Frankreich.) — IV. **Die Biologie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts.** Von der Naturphilosophie zur modernen Biologie. (Vorläufer der vergleichenden Anatomie. Humboldt. Lamarck.) / Cuvier. / Bichat und seine Gewebelehre. / Cuviers jüngere Zeitgenossen. / Fortschritte der Embryologie. / Die Entwicklung der Experimentalforschung und ihre Anwendung auf die vergleichende Biologie. / Mikroskopie und Zytologie. / Die weitere Entwicklung der Biologie bis zum Auftreten des Darwinismus. (Experimentelle Forschungen. Morphologie und Systematik. Mikrobiologie. Botanik.) / Positivistische und materialistische Naturphilosophie. — V. **Von Darwin bis zu unserer Zeit.** Die Vorbedingungen des Darwinismus. (Die moderne Geologie. Ideale Vorbedingungen des Darwinismus.) / Darwin. / Für und gegen Darwin. / Die Abstammungslehre auf morphologischer Grundlage. Gegenbaur und seine Schule. / Haeckel und der Monismus. / Morphologische Einzelforschung unter dem Einfluß des Darwinismus (Anatomie und Embryologie. Zytologie. Mikrobiologie. Pflanzenmorphologie. Geographische Biologie. / Neudarwinismus und Neulamarckismus. — Experimentelle Biologie. (Experimentelle Morphologie und Vererbungsforschung, Biochemie, Tierpsychologie.) / Theoretische Spekulationen in unserer Zeit. (Mechanismus und Vitalismus. Der Artbegriff und einige damit zusammenhängende Fragen.) / Quellen und Literatur. — Namenregister.

Dieses Werk ist hervorgegangen aus einem an der Universität zu Helsingfors in den Jahren 1916—1917 gehaltenen Vorlesungskursus. Es soll einen Überblick über die Entwicklung der biologischen Wissenschaft im Laufe der Zeiten und im Zusammenhang mit der allgemeinen Entwicklung der menschlichen Kultur geben.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Soeben erschien:

Mikroskopische Untersuchung pflanzlicher Nahrungs- und Genußmittel

Von

Dr. Gustav Gassner
o. ö. Professor an der Technischen Hochschule in Braunschweig

Mit 718 Abbildungen im Text

XII, 357 S. gr. 8° 1931 Rmk. 24.—, geb. 26.—

Inhalt: **I. Allgemeiner Teil.** Das Mikroskop und die mikroskopischen Nebenapparate für Nahrungsmitteluntersuchungen. Sonstige Hilfsmittel und Reagentien zur mikroskopischen Untersuchung. Die Durchführung der mikroskopischen Untersuchung. / **II. Die Getreidearten und ihre Mahlprodukte.** Die Getreidearten und die Verarbeitung des Getreides in der Müllerei. Der Bau der Gramineenfrucht. Weizen und Roggen. Der Spelz und andere Triticum-Arten. Gerste. Hafer. Mais. Reis. Hirsearten. Eleusine. Buchweizen. Reismelde. Verunreinigung des Getreides. Die mikroskopische Untersuchung von Mehlen. Brot und Backwaren. / **III. Die stärkehaltigen Hülsenfrüchte und ihre Mahlprodukte.** Die allgemeinen Bauverhältnisse der Leguminosensamen. Erbse. Linse. Bohne. Mondbohne. Echte Mungobohne. Adzuki-Bohne. Ackerbohne. Canavalia-Bohne. China-Bohne. Lablab-Bohne. Kichererbse. Platterbse. Weitere Hülsenfrüchte. / **IV. Stärke.** Gewinnung und mikroskop. Prüfung der Handelsstärke. Kartoffelstärke. Maranta-St. Kurkuma-St. Canna-St. Colocasia-St. Hydrosme-St. Sago-St. Manihot-St. Bataten-St. Dioscorea-St. Getreide-St. Stärke der echten Kastanie und der Roßkastanie. Bananenstärke. Vergleichende Zusammenstellung der wichtigsten Stärkearten. / **V. Ölhaltige Samen und Früchte.** Bedeutung und Verwendung. Mikroskopische Untersuchung der Ölfrüchte, sowie ihrer Preß- und Extraktionsrückstände. Ölhaltige Cruciferensamen und ihre Preßkuchen. Leinsamen. Mohn. Bucheckern. Hanf. Sesam. Leguminosensamen. Kompositenfrüchte. Baumwollsamen. Kapoksamen. Olive. Euphorbiaceensamen. Mowra. Palmensamen. Haselnuß. Walnuß. Paranuß. Mandeln und Mandelersatz. Pistazie. / **VI. Obst und Obstprodukte.** Apfel. Birne. Quitte. Pflaume und Zwetsche. Kirsche. Himbeere. Johannisbeere. Stachelbeere. / **VII. Genußmittel.** Kaffee. Kaffeesurrogate. Kakao. Kolanuß. Tee. Mate. Tabak. / **VIII. Gewürze (Samen und Früchte).** Pfeffer. Langer Pfeffer. Kubebenpfeffer. Paprika. Cayennepfeffer. Senf. Piment. Lorbeerfrucht. Muskatnuß und Macis. Sternanis. Cardamomen. Vanille. Umbelliferenfrüchte. / **IX. Gewürze (Knospen, Blüten und Blütenteile).** Gewürznelken. Kapern. Zimtblüten. Safran. / **X. Gewürze (Vegetative Pflanzenteile).** Ingwer. Kurkuma. Zittwer. Galgant. Kalmus. Zimt. Schnittlauch. Petersilie. Lorbeerblätter. Majoran und seine Verfälschung. Kretischer Dost. Bohnenkraut. Thymian. Salbei. Beifuß. Estragon. / **XI. Speisepilze.** Trüffelpilze. Morcheln und Lorcheln, Champignon. Pfifferling. Milchpilze und Täublinge. Steinpilze. Getrocknete Pilze. Pilzpulver. / **XII. Honig.** — Register.

Dieses Buch soll zunächst dem angehenden Nahrungsmittelchemiker während des Studiums als Leitfaden dienen und ihn befähigen, mikroskopische Prüfungen der wichtigsten, aus dem Pflanzenreiche stammenden Nahrungs- und Genußmittel vorzunehmen. Die Grundzüge der Botanik werden als bekannt vorausgesetzt. Das Buch soll aber gleichzeitig und vor allem auch dem in der Praxis stehenden Nahrungsmittelchemiker und den sonstigen Untersuchungsstellen, die sich mit der mikroskopischen Prüfung von pflanzlichen Rohstoffen, insbesondere auch mit der Futtermittelkontrolle befassen, ein brauchbares Hilfsmittel sein.

Auf die Ausstattung mit zahlreichen und guten Abbildungen wurde erhöhter Wert gelegt. Sämtliche wiedergegebenen Zeichnungen und Photographien sind neu; aus didaktischen Gründen wurde für sämtliche mikroskopischen Abbildungen ein einheitlicher Maßstab von 200 : 1 gewählt; dadurch wird nicht nur die Kenntnis von Form und Art, sondern auch von den Größenverhältnissen der einzelnen Objekte vermittelt.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Pflanzenstoffe

Bestandteile und Zusammensetzung der einzelnen Pflanzen und deren Produkte

Botanisch-systematisch bearbeitet

Phanerogamen

Von

Dr. **C. Wehmer**

ord. Honorarprofessor für Botanik und Vorstand des bakteriologisch-chemischen Laboratoriums des techn.-chem. Instituts der technischen Hochschule zu Hannover

Zweite, neubearbeitete und vermehrte Auflage / Zwei Bände

Soeben erschien:

Zweiter Band (Seite 641—1511) / Rmk 60.—, geb. 62.50

Früher erschien:

Erster Band / XVI, 640 S. gr. 8° 1929 Rmk 45.—, geb. 47.50

Preis des ganzen Werkes: Rmk 105.—, geb. 110.—

Biologisches Zentralblatt. Bd. 50 (1930), Heft 6: Wehmers Werk ist allgemein bekannt. In mühevoller Arbeit hat der Verf. alle erreichbaren Angaben über die stoffliche Beschaffenheit der Phanerogamen zusammengetragen. . . . Jede Einzeldarstellung erstreckt sich, soweit Daten vorliegen, auf alle wichtigen Teile, wie Blätter, Holz, Früchte, Samen, Knollen usw. und ist mit einem ausführlichen Literaturverzeichnis von oft bedeutendem Umfang versehen. Die 2. Auflage hatte die Erfahrungen der letzten beiden Jahrzehnte zu berücksichtigen. Daß sich Wehmer dieser schwierigen Aufgabe nicht versagte, müssen ihm alle die vielen danken, die seine „Pflanzenstoffe" als unentbehrliches Hilfsmittel schätzen. Prof. Dr. Miehe, Berlin.

Zentralblatt f. Bakteriologie. II. Abt. Bd. 81 (1930), Nr. 15/22: . . . . Nach dem Namen jeder Pflanze wird die Heimat und Verbreitung angegeben. Sodann folgt die Aufzählung der aus der Pflanze gewonnenen Produkte, sowie die Angabe der in der Pflanze bestimmten Stoffe. Soweit Aschenanalysen vorliegen, sind sie ebenfalls aufgeführt. Besonders wertvoll wird das Werk durch seine reichhaltigen Literaturangaben. Da alle Angaben möglichst knapp gehalten sind, ist die Übersichtlichkeit gewahrt. Das Buch ist somit ein einzig dastehendes Nachschlagewerk, das jedem, der sich über die Chemie der Pflanze und der aus ihr gewonnenen Produkte Klarheit verschaffen will, unentbehrlich sein wird. Winkelmann (Berlin-Dahlem).

Schweizerische Apothekerzeitung. 1929, Nr. 47: Jeder, der mit Pflanzenchemie zu tun hat, weiß den „Wehmer" als unentbehrliches Literatur-Nachschlagewerk zu schätzen. . . . Es ist erstaunlich und im höchsten Grade anerkennenswert, daß ein Einzelner die gewaltige Arbeit einer solchen Zusammenstellung meistert. . . . Jeder, der sich mit Pflanzenchemie beschäftigt und das Werk schon kennt, wird nicht zögern, die Neuauflage anzuschaffen. Dem, der es noch nicht kennt, sei das Buch aber wärmstens empfohlen. P. C.

Pharmazeutische Zeitung. (Reichenberg). 1929, Nr. 49: Das als Nachschlagewerk glänzend qualifizierte und sehr gut eingeführte Buch hat eine weitgehende Umarbeitung erfahren. . . . . Die riesenhafte Arbeit, die der Verfasser hier wiederum zu leisten hatte, ist kaum abzuschätzen. . . . Was heute ein Arzt, Apotheker, ein Botaniker, Chemiker, und wer noch immer mit verwandten Wissenszweigen sich befaßt, von der chemischen Beschaffenheit der Pflanzen und deren Inhaltsstoffen wissen will, das findet er in dem vorliegenden Werke. . . . Es ist und bleibt das pflanzenchemische Handbuch für den exakten Wissenschaftler genau so, wie für den wissenschaftlich durchgebildeten Praktiker. . . . Ph. Mr. Gerald Hammer.